

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

EFFETS D'UNE FORTE VARIATION DE CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES
SUR LE COMPORTEMENT DE DISPERSION ET LA STRUCTURE GÉNÉTIQUE
SPATIALE D'UNE POPULATION DE
RONGEUR SOLITAIRE, LE TAMIA RAYÉ (*TAMIAS STRIATUS*)

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

GABRIELLE DUBUC MESSIER

MARS 2012

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

Je présente ce mémoire sous la forme d'un article scientifique intitulé : «Contrasted environmental conditions affect spatial genetic structures and dispersal patterns in a solitary rodent». Les auteurs sont Gabrielle Dubuc Messier, Dany Garant, Patrick Bergeron et Denis Réale. Cet article porte sur l'impact des conditions environnementales sur la dispersion de naissance et la structure génétique spatiale à fine échelle d'une population sauvage de tamias rayés (*Tamias striatus*). Cet article a été soumis à la revue *Molecular Ecology*, il a donc été rédigé en anglais et il est présenté sous la forme demandée par la revue. GDM a récolté les données, fait les analyses et rédigé l'article. DR et DG ont encadré le travail de GDM, participé à la rédaction de l'article et apporté leur support financier et logistique au travail de terrain et aux analyses de laboratoires. PB a participé à la récolte de données sur le terrain et en laboratoire, a réalisé une partie des analyses de l'article et a participé à la rédaction de l'article. Ce mémoire comporte trois parties principales. La première est une introduction générale et une mise en contexte afin d'exposer brièvement l'importance du comportement de dispersion pour l'écologie et l'évolution des populations animales et l'objectif de cette étude. La deuxième partie est formée de l'article et constitue la partie principale de ce mémoire. Finalement, la troisième partie porte sur les conclusions générales de l'étude, ses limitations et ses implications.

D'abord, je tiens à remercier Denis Réale et Dany Garant pour leur encadrement, leurs conseils et leur confiance. Je remercie Patrick Bergeron pour son aide pour la rédaction de cet article. Je remercie également les membres du laboratoire de Denis Réale et de Dany Garant pour leur support et le plaisir de leur compagnie. Je tiens à remercier les assistants de terrain qui ont participé au projet durant toutes ces années. Je remercie les étudiants gradués du projet pour avoir constitué la base de données avec soin et qui m'ont donné un bon coup de main sur le terrain. Je remercie Patrice Bourgault et Manuelle Landry-Cuerrier pour leurs précieux conseils et Jennifer Chambers et Hélène P. Gauvin pour leur aide au laboratoire. Bien sûr je remercie mes coéquipières Catherine Pilote, Marie-Christine Bellemare et Véronique Arseneault pour leurs encouragements et leur soutien à chaque fois que j'en avais

besoin ! Merci à Amélie Lanson, Maude Lanson et Christine Vaillancourt pour leur amitié. Je remercie à ma grande famille un peu mélangée Daniel Lavoie, Lyne Ste-Marie, Joseph Dubuc-Lavoie, Mathieu Lavoie, Isabelle Massicotte, Félix Messier et Jeanne Messier. Merci à Pierre-Olivier Montiglio pour son support, ses encouragements et sa patience exceptionnelle.

En terminant, je remercie spécialement mes parents qui me soutiennent tout au long de mes longues études, vraiment merci beaucoup.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT PROPOS.....	ii
TABLES DES MATIÈRES.....	iv
LISTES DES FIGURES.....	v
LISTES DES TABLEAUX.....	vi
RÉSUMÉ.....	vii
CHAPITRE I. INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Importance écologique et évolutive de la dispersion.....	1
1.2 Évolution du comportement de dispersion.....	2
1.3 Plasticité du comportement de dispersion.....	4
1.4 Différences sexuelles.....	5
1.5 Étude de la structure génétique spatiale.....	7
1.6 Objectifs.....	10
1.7 Espèce modèle : le <i>Tamia rayé</i> (<i>Tamias striatus</i>).....	11
CHAPITRE II.....	14
2.1 Summary.....	15
2.2 Introduction.....	16
2.3 Material and methods.....	20
2.4 Result.....	25
2.5 Discussion.....	31
2.6 Conclusion.....	35
2.7 References.....	36
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	41
3.1 Flexibilité du comportement de dispersion et de la structure génétique spatiale.....	41
3.2 Les causes évolutives de la dispersion.....	42
3.3 Impact de la production de graines sur la population.....	43
3.4 Limitations de l'étude.....	45
3.5 Directions futures.....	47
APPENDICE A- Informations supplémentaires au chapitre I.....	49
LISTES DE REFERENCE.....	52

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Variation saisonnière de la production de graines d'hêtre à grande feuille, des épisodes de reproduction et de dispersion et du nombre d'individus sur notre site d'étude (Vallée de Ruiter, Mont Sutton, Québec, Canada).....	12
2. 1 Seasonal variation in beech seed production, number of individuals on the site, reproductive event and dispersal event in the mounts Sutton eastern chipmunk population (Québec, Canada).	19
2.2 Dispersal distances of juvenile eastern chipmunk of the mounts Sutton population, (Québec, Canada).....	26

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 Final model explaining dispersal distances of juvenile in the mounts Sutton eastern chipmunk population (Québec, Canada).....	26
2.2 Maximum extent of positive spatial genetic structure (i.e. Max females) and p-values (P) detected for adult females caught in the spring in the mounts Sutton eastern chipmunk population (Québec, Canada).....	28
2.3 Relationship between genetic ($1-r_{xy}$) and geographic (euclidian) distances for each year and for female and male eastern chipmunks of the mounts Sutton population (Québec, Canada).....	30
2.4 Mean annual pair-wise relatedness coefficients among adults in the mounts Sutton eastern chipmunk population (Québec, Canada).....	31
A.1 Number of allele (A), observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosity and exclusion probability of the loci used in the genetic structure and parentage analysis of the mounts Sutton eastern chipmunks population (Québec, Canada)	49
A.2 Results from the autocorrelation analyses showing the autocorrelation coefficient (r) for each distance class and the p-values associated (P) for (a.) Female and (b.) Male eastern chipmunks from 2005 to 2010 in the mounts Sutton population (Québec, Canada).....	50

RÉSUMÉ

La dispersion des individus relie les populations animales entre elles. C'est pourquoi il est important de bien connaître les facteurs qui déterminent la distance parcourue par les animaux lors de leur dispersion. La structure génétique spatiale d'une population nous donne des indications sur la distance parcourue par les individus, elle est le reflet de la répartition spatiale des individus avec différents degrés d'apparentement. En étudiant la structure génétique spatiale d'une population sous différentes conditions environnementales, nous pouvons identifier les facteurs qui ont joué un rôle dans l'évolution du comportement de dispersion d'une espèce. L'objectif de ce mémoire est de déterminer si de fortes variations de conditions environnementales peuvent influencer la répartition spatiale des individus apparentés chez une espèce solitaire. Nous avons étudié une population sauvage de tamias rayés (*Tamias striatus*), un petit rongeur solitaire de l'Amérique du Nord, pendant six années consécutives. Durant ces six années, la population a connu de grandes variations de conditions environnementales. En effet, les jeunes tamias peuvent se disperser lorsqu'il y a une grande production de graines ou bien lorsqu'il n'y a peu de graines produites. Les jeunes se dispersent au printemps ou à l'automne selon la saison de reproduction. Les jeunes qui se dispersent au printemps ne font pas face aux mêmes conditions environnementales que les jeunes qui se dispersent à l'automne. De plus, l'effectif de la population a beaucoup varié selon les saisons et les années de l'étude. Nous avons étudié l'impact de ces conditions sur la distance de dispersion parcourue par les jeunes et sur la structure génétique spatiale de la population à une échelle très fine (25ha). Notre étude révèle certains effets de la variation des conditions environnementales sur le patron de dispersion des jeunes et suggèrent que la structure génétique spatiale d'une espèce solitaire peut être flexible et varier selon les conditions environnementales. De plus, nos résultats suggèrent que la structure génétique spatiale des femelles varie selon les conditions environnementales, alors que ce n'est pas le cas pour les mâles. Peu d'études ont trouvé une telle variation chez une espèce solitaire et à une échelle spatiale aussi fine. Les résultats de cette étude ont des implications importantes pour notre compréhension des facteurs qui régissent les patrons de dispersion, la structure génétique et la structure sociale des animaux et nous permettent de mieux cerner les causes évolutives à l'origine du comportement de dispersion.

Mots clés : variabilité environnementale, structure génétique spatiale, dispersion juvénile, *Tamias striatus*

CHAPITRE I. INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 Importance écologique et évolutive de la dispersion

Les espèces sont divisées en plusieurs populations qui sont reliées entre elles par la dispersion des individus (Thomas et Kunin 1999; Danchin, Giraldeau et Cézilly 2005). La dispersion est généralement définie comme le mouvement d'un individu de son lieu de naissance vers un lieu où il se reproduira (dispersion de naissance) ou le mouvement d'un individu entre deux sites de reproduction (dispersion de reproduction; Johnson et Gaines 1990; Danchin, Giraldeau et Cézilly 2005). En phase de dispersion, les individus peuvent parcourir de petites distances et rester dans leur population de naissance, voire sur leur site de naissance (philopatrie), ou bien parcourir de grandes distances et ainsi joindre une autre population ou coloniser un nouvel habitat. La distance parcourue par un individu lors de sa dispersion varie selon les espèces, le sexe et les conditions environnementales (Clobert *et al.* 2001).

Tout facteur agissant sur les distances de dispersion affecte également l'ensemble de la dynamique des populations, des espèces et des communautés (Clobert *et al.* 2001; Leibold *et al.* 2004; Ronce 2007). En effet, la dispersion des individus peut avoir un impact important sur la persistance des populations et sur les taux de colonisation et d'extinction dans une métapopulation (Hanski 2001; Bowler et Benton 2005; Garant, Forde et Hendry 2007). Par exemple, l'émigration peut accroître le risque d'extinction d'une population lorsque celle-ci est de faible densité alors que l'immigration peut éviter l'extinction d'une population en augmentant sa taille ou favoriser la colonisation d'un habitat par une espèce (Bowler et Benton 2005; Brown et Kodric-Brown 1977; Hanski 2001). De plus, chez les métapopulations dont certaines populations montrent des cycles de fluctuation importants de ses effectifs avec un risque élevé d'extinction locale, la dispersion peut augmenter le synchronisme entre les populations et ainsi provoquer l'extinction simultanée de plusieurs populations (Bowler et Benton 2005; Ronce 2007).

Le mouvement de gènes (flux génique) induit par la dispersion des individus entre les populations a également d'importantes conséquences évolutives (Barton 2001; Garant, Forde et Hendry 2007). En effet, en apportant des allèles d'une population vers une autre, les flux géniques peuvent limiter les différences génétiques entre les populations créées par la sélection naturelle ou la dérive génique (Slatkin 1987 ; Hendry, Taylor et McPhail 2002; Garant, Forde et Hendry 2007). À l'opposé, un flux génique réduit entre les populations peut favoriser la divergence évolutive de ces populations et possiblement mener à la spéciation par sélection naturelle ou dérive génique (Slatkin 1987; Barton 2001). Ensuite, lorsque les populations sont de petite taille, les flux géniques peuvent empêcher les effets négatifs reliés à la dépression de consanguinité (Ingvarsson et Whitlock 2000; Hedrick 2004). Enfin, les flux géniques augmentent la diversité génétique à l'intérieur de chaque population, ils fournissent ainsi la matière première à la sélection naturelle et peuvent augmenter le potentiel d'une population à s'adapter aux changements de son environnement (Tallmon, Luikart et Waples 2004; Garant, Forde et Hendry 2007).

Ainsi, le comportement de dispersion tient un rôle central dans la dynamique et l'évolution des populations et des espèces. Les facteurs qui influencent le comportement de dispersion des individus auront d'importantes conséquences écologiques et évolutives pour les populations sauvages et pour la distribution, la persistance et l'évolution des espèces.

1.2 Évolution du comportement de dispersion

Le comportement de dispersion a évolué en réponse à plusieurs pressions de sélection certaines qui favorisent la dispersion et d'autres qui favorisent plutôt une philopatrie ou une dispersion limitée. Le comportement de dispersion d'une espèce est le résultat d'un équilibre entre ces facteurs.

Les risques de prédation et les coûts énergétiques associés à la dispersion sont deux forces importantes en faveur d'une dispersion limitée ou de la philopatrie (Johnson et Gaines

1990; Byrom et Krebs 1999; Jones 1988; Ims et Andreasson 2000). De plus, les immigrants peuvent être victime d'agression de la part des résidents dans leur nouvel habitat et perdre leur statut social (Lambin, Aars et Piertney 2001). En outre, la familiarité avec le milieu de naissance peut être très importante pour l'acquisition des ressources nécessaires à la survie et à la reproduction. En se dispersant, les individus se privent de cet avantage (Lawson Handley et Perrin 2007). Toutefois, la dispersion comporte plusieurs avantages qui ont favorisé son évolution en dépit des coûts qui y sont associés. Par exemple, le coût associé à la compétition pour l'accès à des ressources importantes pour le succès reproducteur favorise la dispersion. En effet, lorsque les conditions sont mauvaises suite à une augmentation de la densité ou à une diminution de la disponibilité des ressources, les individus parcourent de plus grandes distances de dispersion afin de trouver un environnement plus favorable. (Clobert *et al.* 2001; Bowler et Benton 2005; Ronce 2007). La compétition est d'autant plus coûteuse lorsqu'elle a lieu entre des individus parents. En effet, en entrant en compétition avec des individus apparentés un individu diminue non seulement son propre accès aux ressources, mais également celui des individus avec lesquels il partage des allèles. La sélection de parentèle s'exerce selon les conséquences du comportement d'un individu sur la survie et/ou la reproduction d'individus qui sont génétiquement proches (Danchin, Giraldeau et Cézilly 2005). Ainsi, la sélection de parentèle pourrait favoriser de grandes distances de dispersion car elle diminue la compétition entre individus parents (Bowler et Benton 2005). La sélection de parentèle pourrait également favoriser des comportements qui diminuent les coûts de la proximité spatiale des individus apparentés comme une diminution des interactions agonistiques et une augmentation de la coopération entre parents (Lambin, Aars et Piertney 2001; Bowler et Benton 2005). Parfois, les bénéfices de la tolérance et de la coopération en terme de valeur phénotypique individuelle et inclusive pourraient être suffisamment importants pour favoriser de petites distances de dispersion malgré les coûts engendrés par la compétition entre individus parents. L'équilibre entre les coûts et les bénéfices de la proximité spatiale des individus apparentés varie selon le type de milieux et de ressources utilisées par une espèce (Bowler et Benton 2005). Par exemple, chez les espèces pour lesquelles les sites de reproduction sont rares ou avec de grands risques de prédation, la dispersion pourrait être plus coûteuse que la compétition entre individus apparentés ce qui

favoriserait l'évolution d'une dispersion limitée et la coopération entre les individus parents (Emlen 1982; Solomon 2003).

Ensuite, la dispersion réduit les risques de reproduction entre individus apparentés. En se dispersant, les individus évitent de produire des jeunes consanguins avec une survie ou une reproduction plus faible (Lawson Handley et Perrin 2007). Toutefois, il est difficile de déterminer si la dispersion a évolué suite aux effets néfastes de la compétition ou de la consanguinité puisque la dispersion diminue l'impact des deux facteurs (Moore et Ali 1984; Bowler et Benton 2005; Ronce 2007).

Enfin, lorsque une espèce exploite des ressources qui sont variables et non corrélées dans l'espace ou lorsqu'elle utilise des habitats qui sont temporaires, la dispersion permet aux individus d'avoir accès à un habitat de meilleure qualité (Southwood 1962; Denno *et al.* 1996; Bowler et Benton 2005). Par exemple, l'extinction de l'habitat est considéré comme étant un des principaux facteurs à l'origine de l'évolution de la dispersion chez plusieurs espèces d'insectes qui utilisent des habitats qui sont éphémères (Southwood 1962; Bowler et Benton 2005).

1.3 Plasticité du comportement de dispersion

Les conditions environnementales peuvent varier dans le temps et dans l'espace. L'équilibre entre les coûts et les bénéfices de la proximité et des interactions entre les individus apparentés est donc susceptible de varier entre les populations chez une même espèce (Solomon 2003; Ronce 2007). Ainsi, les chercheurs ont commencé à considérer les distances de dispersion comme conditionnelles et plastiques : les jeunes pourraient ajuster leur distance de dispersion selon les conditions environnementales présentes au moment de leur dispersion (Solomon 2003; Lawson Handley et Perrin 2007; Clobert *et al.* 2009; Waser et Jones 1983; Lambin 1994; Pusey et Wolf 1996; Clobert *et al.* 2001; Bowler et Benton 2005; Lucia *et al.* 2008; Walker, Sunnucks et Taylor 2008). Par exemple, il y a souvent une relation entre la densité d'une population, la disponibilité des ressources, et la distance

parcourue par les individus lors de leur dispersion (revue par Lambin, Aars et Piertney 2001). Toutefois, le sens de cette relation varie selon les espèces. Chez certaines espèces, une augmentation de la densité et une diminution de la disponibilité des ressources favorise de plus grandes distances de dispersion vraisemblablement parce les habitats libres ou les sites de reproduction à proximité du site de naissance sont rares et parce que les coûts associés à la compétition entre individus parents sont importants (Lambin, Aars et Piertney 2001). Par exemple, les cicadelles (*Delphacidae*) peuvent prendre deux formes, une forme ailée qui se disperse ou une forme sans ailes qui ne se disperse pas, lorsque la population est à forte densité, il y a une augmentation de la production de la forme ailée (Denno *et al.* 1991). Chez le faucon *Falco tinnunculus*, la variation des distances de dispersion entre les années est reliée à la quantité de nourriture disponible durant la première année des jeunes : les jeunes parcourent une plus grande distance lorsqu'il y a peu de nourriture (Andraensen, Verwip et Dhondt 1998). À l'opposé, chez certaines espèces, une augmentation de la densité et de la compétition diminue les distances de dispersion (Jones *et al.* 1988; Lambin, Aars et Piertney 2001; Richardson *et al.* 2002; Bowler et Benton 2005; Matthysen 2005). Par exemple, chez le rongeur *Dipodomys spectabilis*, la distance parcourue lors de la dispersion des jeunes est plus faible lorsque la densité de la population est élevée (Jones 1988). Une dispersion limitée à forte densité pourrait refléter une augmentation de la tolérance et de la coopération entre pairs lorsque les ressources sont limitées (Emlen 1982; Lambin et Krebs 1991; Lambin, Aars et Piertney 2001; Solomon 2003).

1.4 Différences sexuelles

L'importance relative des différentes forces à l'origine du comportement de dispersion varie selon les espèces et les conditions environnementales, mais également selon le sexe. Chez les mammifères polygynes, les mâles ont tendance à parcourir une plus grande distance lors de leur dispersion de naissance que les femelles. On dit alors que la dispersion de naissance est biaisée en faveur des mâles (Lawson Handley et Perrin 2007; Clobert *et al.* 2001). Chez les oiseaux, la dispersion de naissance est souvent biaisée en faveur des femelles, c'est-à-dire que les femelles parcourent une plus grande distance de dispersion que les mâles (Greenwood 1980). Ces différences sont généralement attribuées à

l'importance relative de la compétition intrasexuelle et de l'évitement de la consanguinité pour chaque sexe dans leur système de reproduction (Greenwood 1980).

Chez les mammifères polygynes, le succès reproducteur des mâles est limité par l'accès aux femelles, alors que celui des femelles est plutôt limité par l'acquisition des ressources (Greenwood 1980; Emlen et Oring 1977). En évitant de se disperser, les femelles bénéficient d'une plus grande familiarité avec leur lieu de naissance pour l'acquisition des ressources. Alors que les mâles tentent d'éviter la compétition avec leurs pairs pour les partenaires sexuels en parcourant une plus grande distance de dispersion (Greenwood 1960; Moore et Ali 1984; Lawson Handley et Perrin 2007). La dispersion des mâles pourrait également être dû à l'évitement de la consanguinité (Lawson Handley et Perrin 2007). En effet, s'il n'y a pas de mécanisme de reconnaissance des pairs et que les femelles ont une dispersion limitée, les mâles doivent se disperser pour éviter de se reproduire avec une femelle apparentée (Lawson Handley et Perrin 2007). De plus, les femelles ont un plus grand investissement parental que les mâles (Trivers 1972). Ainsi, les coûts associés à une descendance consanguine devraient être plus importants pour les femelles. Les femelles devraient donc préférer les mâles immigrants ou peu apparentés (Bergeron *et al.* 2011b) et ainsi favoriser la dispersion des mâles (Lehman et Perrin 2003). La proximité spatiale des femelles, causée par une faible dispersion de naissance, pourrait favoriser l'évolution de la tolérance et la coopération entre voisines apparentées (Perrin et Goudet 2001). Ce phénomène a d'ailleurs été rapporté chez plusieurs espèces de mammifères sociaux et non-sociaux (Lambin et Krebs 1993; Mappes, Ylonen et Viitala 1995; Lambin, Aars et Pieltney 2001; Ratnayeke, Tuskan, et Pelton 2002; Le Galliard *et al.* 2006; Lawson Handley et Perrin 2007; Maher 2009).

Chez les oiseaux, les mâles sont souvent socialement monogames et ils monopolisent les ressources; les mâles défendent un territoire et tentent d'y attirer une femelle. La familiarité avec le site natal est importante pour les mâles parce qu'elle permet une défense plus efficace du territoire et une meilleure acquisition des ressources (Greenwood 1980; Danchin, Giraldeau et Cézilly 2005). De plus, la proximité spatiale des mâles apparentés

pourrait limiter les agressions entre mâles et favoriser le recrutement de leurs jeunes dans la population (Greenwood 1980; MacColl *et al.* 2000; Lee *et al.* 2009). C'est pourquoi, nous trouvons généralement des distances de dispersion plus courtes pour les mâles que pour les femelles chez les oiseaux. Les femelles parcourraient de plus grandes distances de dispersion pour trouver un partenaire et pour éviter la consanguinité (Greenwood 1980).

Il semble y avoir une interaction entre le sexe et les conditions de l'environnement (Ims et Hjermann 2001). Par exemple, la compétition entre pairs peut induire la dispersion d'un sexe seulement (Lambin, Aars et Piertney 2001). Chez une espèce de diptères de la famille des Tephritidae (*Paroxyna plantaginis*) le taux d'émigration des femelles est positivement relié à la densité alors que le taux d'émigration des mâles semble indépendant de la densité (Albrechtsen et Nachman 2001). Chez la plupart des espèces de vertébrés avec une dispersion biaisée en faveur d'un sexe, il semble que la compétition affecte surtout le sexe qui se disperse le moins (Waser et Jones 1983; Jones 1988; Lambin, Aars et Piertney 2001). Chez les oiseaux, la densité et la compétition pour les ressources affectent principalement le comportement de dispersion des mâles (Lambin, Aars et Piertney 2001). Alors que chez les mammifères, la distribution et la disponibilité des ressources influencent principalement le comportement de dispersion et la répartition spatiale des femelles (Jannet 1978; Jones 1988; Lambin 1994; Cutrera, Lacey et Busch 2005; Randall *et al.* 2005; Schradin et Pillay 2005; McEachern, Eadie et Van Vuren 2007; Lucia *et al.* 2008; Busch, Waser et DeWoody 2009).

Ainsi, l'étude du comportement de dispersion de chaque sexe sous différentes conditions environnementales nous permet de mieux saisir les facteurs qui sont à l'origine les comportements de dispersion que nous observons.

1.5 Étude de la structure génétique spatiale d'une population

L'étude de la distribution des individus dans une population en fonction de leur lien de parenté et de leur position géographique peut nous donner de précieuses indications

concernant le comportement de dispersion des individus et la structure sociale d'une espèce. Le développement de nouveaux outils moléculaires nous permet maintenant de connaître le lien de parenté qui unit les membres d'une population sauvage sans nécessairement devoir construire un *pedigree* détaillé de la population. L'étude de la structure génétique spatiale des populations sauvages utilise ces nouveaux outils moléculaires pour déterminer la répartition spatiale des individus apparentés dans une population. La structure génétique spatiale d'une population reflète donc les distances de dispersion des individus (Beck, Peakall et Heinsohn 2008; Cutrera, Lacey et Busch 2005; Dubey *et al.* 2008; Gauffre *et al.* 2008; Matocq et Lacey 2004). Lorsque les jeunes restent sur le site de reproduction nous détectons des agrégats d'individus apparentés et la structure génétique spatiale est détectable à une échelle très fine (Dobson 2007). Lorsque les jeunes se dispersent, mais parcourent une petite distance de dispersion, nous trouvons une relation positive entre la distance génétique et la distance géographique qui sépare les individus, c'est-à-dire que les individus apparentés sont situés proches les uns des autres (Cutrera *et al.* 2005; Maher 2009; Dobson 2007). Une grande distance de dispersion se traduit par une structure génétique détectable à une échelle spatiale bien plus grande et peut mener à une relation négative entre la distance génétique et la distance géographique qui séparent les individus (i.e. les individus apparentés sont situés loin les uns des autres) ou bien à une distribution aléatoire des individus apparentés.

L'étude de la structure génétique d'une population à une grande échelle spatiale nous permet de saisir l'importance des barrières physiques à la dispersion et d'estimer les flux géniques entre les populations (Manel *et al.* 2003; Storfer *et al.* 2007; Gauffre *et al.* 2008; Cullingham *et al.* 2009; Chambers et Garant 2010). L'étude de la structure génétique à une échelle plus fine nous permet de comprendre les pressions évolutives qui ont façonné le comportement de dispersion des espèces comme la compétition, la coopération et l'évitement de la consanguinité (Matocq et Lacey 2004; Randall *et al.* 2005; Lawson Handley et Perrin 2007; McEachern, Eadie et Van Vuren 2007; Nutt 2008; Lucia *et al.* 2008; Maher 2009).

Par ailleurs, l'étude de la structure génétique à fine échelle spatiale nous donne des indications sur la structure sociale d'une espèce et sur les facteurs qui l'influencent. L'apparement joue un rôle central dans la formation de groupes sociaux chez plusieurs espèces (Hamilton 1964; Komdeur 1994; Wolf et Sherman 2007; Hatchwell 2009; Davis *et al.* 2011). En effet, l'étude de la structure génétique spatiale des espèces de mammifères sociaux révèle des agrégats d'individus apparentés et des groupes formés de femelles issues de la même lignée matrilineaire (Armitage et Johns 1982; Hoogland 1982; Armitage 1998; Spong *et al.* 2002; Coltman, Pilkington et Pemberton 2003; Dobson 2007; Wolf et Sherman 2007; Nutt 2008). De plus, l'étude de la structure génétique des espèces sociales, à fine échelle et sous différentes conditions environnementales révèle que leur structure sociale et leur patron de dispersion sont flexibles et dépendent des conditions environnementales (Randall 2005; Schradin et Pillay 2005; Lucia *et al.* 2008). Par exemple, chez certaines espèces de rongeurs, lorsque les sites de reproduction sont limités, les jeunes restent dans le site maternel jusqu'à ce que les conditions s'améliorent et l'étendue de la structure génétique spatiale varie selon les années et les conditions environnementales (Solomon 2003; Lucia *et al.* 2008).

Les espèces solitaires ne forment pas de groupes distincts d'individus apparentés. Par contre, des études récentes menées chez des rongeurs ont montré que les individus apparentés vivent proches les uns des autres (Matocq et Lacey 2004; Cutrera, Lacey et Busch 2005; McEachern, Eadie et Van Vuren 2007; Maher 2009; Pilot *et al.* 2010). De plus, comme chez les espèces sociales, ce phénomène serait surtout présent chez les femelles (Ratnayeke, Tuskan et Pelton 2002; Matocq et Lacey 2004; Cutrera, Lacey et Busch 2005; Støen *et al.* 2005; McEachern, Eadie et Van Vuren 2007; Maher 2009). Néanmoins, nous connaissons mal la flexibilité de la répartition spatiale des individus apparentés chez les espèces solitaires. L'étude de leur structure génétique spatiale à fine échelle et sous différentes conditions environnementales pourrait nous donner ces informations (McEachern, Eadie et Van Vuren 2007; Busch, Waser et DeWoody 2009; Pilot *et al.* 2010). De plus, ce type d'étude pourrait nous donner de précieuses indications sur les facteurs à l'origine du comportement de dispersion et sur les facteurs qui sont susceptibles d'avoir une influence sur les flux géniques.

1.6 Objectifs

L'objectif de ce mémoire est d'évaluer si de fortes variations de conditions environnementales peuvent avoir un impact sur la répartition spatiale à fine échelle des individus apparentés chez une espèce solitaire. Ce mémoire vise également à déterminer si l'impact des conditions environnementales est le même pour les mâles et les femelles chez ce type d'espèce. Nous avons étudié une population sauvage de tamias rayés (*Tamias striatus*) durant six années consécutives qui présentaient une importante variation temporelle de conditions environnementales en terme de taille de population, de disponibilité des ressources alimentaires et de saison de dispersion. Nous avons étudié l'impact de ces variations sur les distances de dispersion des jeunes et sur la structure génétique spatiale à fine échelle de la population sur un site de 25ha dans la vallée de Ruiter (Monts Sutton, Estrie, Québec, Canada).

1.7 Espèce modèle : le Tamia rayé (*Tamias striatus*)

Le Tamia rayé (*Tamias striatus*) est un petit rongeur diurne des forêts de feuillus de l'Amérique du Nord. Animal solitaire, le tamia vit seul dans un terrier qu'il creuse rarement entièrement lui-même, mais qu'il utilise plutôt de ses prédécesseurs (Elliott 1978). Composé d'un réseau complexe de chambres et de tunnels, le terrier est essentiel à sa survie durant l'hiver et à sa reproduction (Elliott 1978). Le tamia rayé utilise un domaine vital plus ou moins circulaire d'environ 40 mètres de diamètre (Snyder 1982; Loew 1999) centré autour de son terrier et y concentre la majeure partie de ses activités (Elliott 1978). Les mâles et les femelles ont des domaines vitaux de tailles similaires (Mares, Watson et Lacher 1976). Les domaines vitaux de voisins peuvent se chevaucher (Elliott 1978).

Le tamia est caractérisé par un système d'appariement de promiscuité (Bergeron *et al.* 2011b). Les femelles peuvent entrer en *oestrus* jusqu'à deux fois par année (Snyder 1982).

La période d'*œstrus* d'une femelle dure quelques heures. Dans la population que nous suivons, la reproduction a généralement lieu une seule fois par année : durant le mois de mars ou le mois de juin, selon les années. Lors de la saison de reproduction, les mâles parcourent parfois une grande distance pour s'accoupler avec les femelles (Yahner 1978). Les jeunes passent leurs 40 premiers jours dans le terrier maternel et restent aux abords du terrier de une à deux semaines avant de se disperser (Snyder 1982). La femelle élève seule les jeunes (Elliott 1978). Loew (1999) a montré, par télémétrie, que les jeunes parcouraient en moyenne une centaine de mètres lors de la dispersion de naissance et que les jeunes mâles parcouraient une plus grande distance que les jeunes femelles (moyenne de 345m pour les mâles et 85m pour les femelles).

L'hiver, le tamia rayé entre en torpeur (Snyder 1982), il dépend alors des graines accumulées dans son terrier comme source d'énergie (Humphries, Thomas et Kramer 2001). Il se nourrit surtout de graines de hêtre (*Fagus spp.*), d'érable (*Acer spp.*) et de chêne (*Quercus spp.*). Il se nourrit également de bulbes d'érythrone d'Amérique (*Erythronium americanum*) et de claytonie de Caroline (*Claytonia caroliniana*) (Snyder 1982). Le hêtre, l'érable et le chêne sont des arbres à païsson qui produisent des graines de manière épisodique. En conséquence, les années de grande abondance en ressources alimentaires alternent avec des années de production réduite ou nulle. Il n'y a pas de chênes sur le site d'étude, mais beaucoup de hêtres à grande feuille (*Fagus grandifolia*). Ils ont produit beaucoup de graines à l'automne 2006 et 2008, très peu en 2009, et aucune en 2007 (Munro, Thomas et Humphries 2008; Bergeron *et al.* 2011a). La production de graines influence plusieurs facettes de l'écologie des rongeurs et particulièrement du tamia rayé (Boutin *et al.* 2006; Bergeron *et al.* 2011a; Munro, Thomas et Humphries 2008; Landry-Cuerrier *et al.* 2008). Par exemple, la production de graines de hêtre à grande feuille affecte leurs patrons de torpeur durant l'hiver et leurs patrons d'activité estivale (Landry-Cuerrier *et al.* 2008, Munro, Thomas et Humphries 2008). De plus, Bergeron *et al.* (2011a) ont montré que le tamia rayé est en mesure de synchroniser ses épisodes de reproduction avec la production de graines des hêtres. Les années de forte production, ils se reproduisent en juin, et les jeunes émergent du terrier natal et se dispersent en octobre lorsque les graines sont disponibles. Bénéficiant de ressources abondantes suite à une production massive de

graines, ils se reproduisent également au printemps suivant cette production et les jeunes se dispersent à la fin du printemps au mois de juin. Ainsi, les jeunes peuvent se disperser en automne lorsqu'il y a beaucoup de graines, mais ils ont peu de temps pour trouver un terrier adéquat avant l'hiver (3 mois). S'ils sont nés au printemps, les jeunes ont 5 mois pour trouver un terrier adéquat, mais il y a moins de graines disponibles. En 2009, il y a eu une émergence de jeunes à l'automne, mais très peu de graines produites. Ainsi, les jeunes qui se sont dispersés à l'automne 2009 ont eu peu de temps pour leur dispersion et peu de graines. La figure 1 illustre les épisodes de reproduction et de dispersion sur le site d'étude.

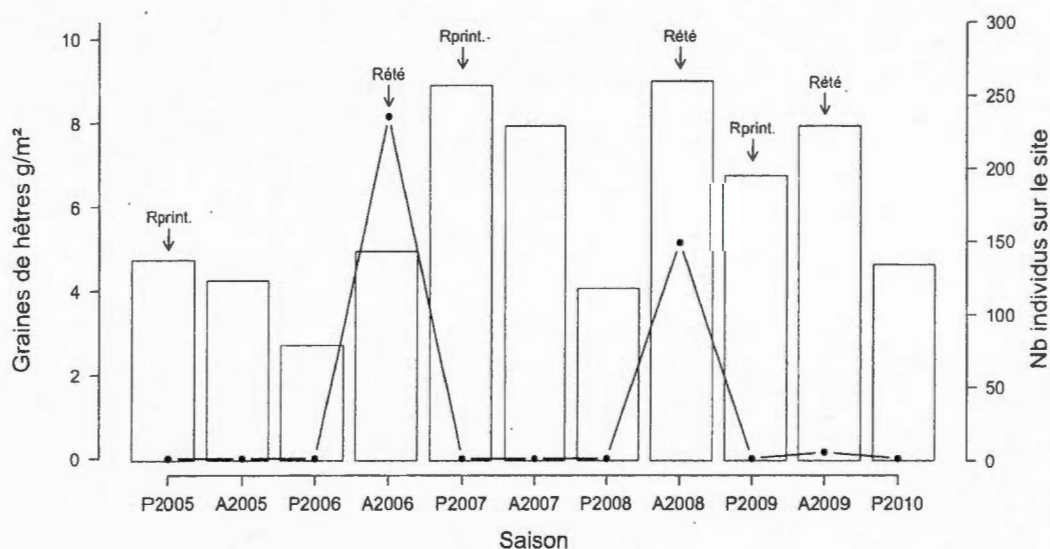


Figure 1.1 Variation saisonnière de la production de graines d'hêtre à grande feuille, des épisodes de reproduction et de dispersion et du nombre d'individus présents sur notre site d'étude (Vallée de Ruitier, Mont Sutton, Québec, Canada). P et A : Printemps et Automne de chaque année. Les lignes noires et les cercles noirs représentent la quantité de graines sur le site d'étude (g/m^2). Les histogrammes représentent le nombre d'individus présents sur le site. Les petites flèches verticales représentent les épisodes de reproduction et de dispersion : Rété : reproduction d'été (Juin) et dispersion en automne, Rprint. : reproduction au printemps (Mars) et dispersion à la fin du printemps.

Le tamia rayé est un excellent modèle pour notre étude. D'abord, c'est un mammifère solitaire qui dépend pour sa survie et sa reproduction d'une ressource dont l'abondance varie dans le temps. Nous avons donc pu comparer les distances de dispersion des jeunes et la structure génétique des adultes en fonction des variations interannuelles

d'abondance de nourriture. Nous prédisons que l'abondance de la nourriture aura un impact sur les distances de dispersion et sur la structure génétique spatiale à fine échelle de la population. Deuxièmement, la synchronisation des épisodes de reproduction du tamia rayé avec la production de graines des hêtres produit deux saisons de dispersion pour les juvéniles: à l'automne ou au printemps. Nous avons donc pu déterminer l'impact de la saison de dispersion sur les distances de dispersion des jeunes. Nous prédisons que les jeunes parcourent de plus petites distances de dispersion à l'automne qu'au printemps parce que le temps pour trouver un terrier adéquat est limité. Troisièmement, le tamia rayé doit posséder un terrier adéquat pour sa survie et sa reproduction et il existe une quantité limitée de terriers disponibles dans un endroit donné. La compétition pour les terriers de qualité devrait donc être importante à forte densité et influencer les distances de dispersion des jeunes et la structure génétique spatiale de la population (Solomon 2003). Quatrièmement, le comportement de dispersion des jeunes tamias est susceptible d'engendrer une structure génétique spatiale plus prononcée chez les femelles que chez les mâles à l'échelle de notre site d'étude (Goudet, Perrin et Waser 2002; Matocq et Lacey 2004; McEachern, Eadie et Van Vuren 2007). Finalement, le biais sexuel de dispersion des tamias laisse penser que les causes évolutives du comportement de dispersion des femelles et des mâles sont différentes (Loew 1999). Nous supposons donc que les mâles et les femelles réagissent différemment aux variations des conditions environnementales sur le site d'étude; le comportement des femelles serait plus sensible à la disponibilité des ressources que celui des mâles. Ainsi, la structure génétique spatiale des femelles devrait varier davantage que celle des mâles. Nous testons ces hypothèses dans le chapitre suivant.

CHAPITRE II. CONTRASTED ENVIRONMENTAL CONDITIONS AFFECT SPATIAL GENETIC STRUCTURES AND DISPERSAL PATTERNS IN A SOLITARY RODENT

Gabrielle Dubuc Messier^a, Dany Garant^b, Patrick Bergeron^b, & Denis Réale^a

^a Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, CP-8888
succursale centre-ville, Montréal, QC, Canada, H3C 3P8

^b Département de Biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, QC, Canada, J1K 2R1

Running head: environmental conditions and dispersal

Keywords: context-dependent dispersal, spatial genetic structure, natal dispersal,
environmental variability

Corresponding author:

Gabrielle Dubuc Messier: email : dubuc-messier.gabrielle@courrier.ugam.ca

Fax: (514) 987-4647

Département des Sciences Biologiques, Université du Québec à Montréal, CP-8888
succursale centre-ville, Montréal, QC, Canada, H3C 3P8

2.1 Summary

The study of fine-scale spatial genetic structure under contrasted environmental conditions provides critical insights on the flexibility of dispersal behaviour and on the role of environmental conditions in shaping population relatedness and social structure. Yet, few studies have evaluated the effects of fluctuating environmental conditions on relatedness structure of solitary species in the wild. The aim of this study was to determine the impact of inter-annual variations in environmental conditions on the spatial genetic structure and dispersal patterns of a wild population of eastern chipmunks (*Tamias striatus*), a solitary rodent of North America. Eastern chipmunks depend on the seeds of mastling trees for reproduction and for survival. We combined the analysis of the spatial genetic structure of adults with direct estimate of juvenile dispersal distance during six contrasted years with different dispersal seasons, population sizes and seeds production. We found that juveniles had a smaller dispersal distance in autumn than in spring, particularly in autumn without a seed production and that male juvenile dispersed further than females. The extent of fine-scale spatial genetic structure of adult females was variable and dependent on environmental conditions. In contrast, the spatial genetic structure of adult males did not vary with environmental conditions. We also found a stable difference in spatial genetic structure between males and females that was consistent with male biased dispersal behaviour. This study suggests that both the dispersal behaviour and the relatedness structure in a population of a solitary species can be relatively labile and dependent on environmental conditions.

2.2 Introduction

Studies of the spatial distribution of individuals with different degrees of relatedness within a population, or population spatial genetic structure, provide important insights on the dispersal patterns and social structure of a species (Matocq & Lacey 2004, Lawson Handley & Perrin 2007, McEachern *et al.* 2007, Maher 2009). More specifically, the study of the spatial genetic structure of a population at a fine-scale provides information on the evolutionary causes of dispersal such as inbreeding avoidance, kin competition and cooperation (Matocq & Lacey 2004, Randall *et al.* 2005, Lawson Handley & Perrin 2007). The relative importance of these evolutionary factors for the dispersal behaviour is likely to vary with the prevailing ecological conditions (e.g. food resources, population density), producing a social and a spatial genetic structure that can vary temporally and spatially (Cutrera *et al.* 2005, Randall *et al.* 2005, Busch *et al.* 2009, McEachern *et al.* 2007). Analyzing how a changing environment affects genetic structure may therefore help us to infer the mechanisms generated by the interactions between ecological conditions and evolutionary causes involved in the evolution of both dispersal and the social structure of a population (Clobert *et al.* 2001, Randall *et al.* 2005, Lacey & Sherman 2007, Lucia *et al.* 2008, Busch *et al.* 2009).

Dispersal is male-biased in most mammals (Lawson Handley & Perrin 2007). In social species, females are often philopatric and female kin aggregate in space, while males disperse (Lawson Handley & Perrin 2007; Wolff & Sherman 2007). This dispersal pattern generates a more pronounced fine-scale genetic structure for females than for males (Spong *et al.* 2002, Coltman *et al.* 2003; Dobson 2007). Familiarity with the natal area may favour resources acquisition and may thus be an important evolutionary reason for female limited dispersal in mammals (Greenwood 1980). The small dispersal distances of females are also considered to promote social tolerance and cooperation, which in turn could favour philopatry (Lambin *et al.* 2001, Bowler & Benton 2005). At the opposite, the avoidance of competition and inbreeding is often suggested to favour male dispersal and outweigh the cost of travelling through unfamiliar environment with increasing predation risk and energy expenditure (Lawson Handley & Perrin 2007).

The different selective forces responsible for the dispersal behaviour of each sex can produce sex-specific responses to particular environmental conditions (Lambin *et al.* 2001). For example, in mammals, population densities generally affect the dispersal behaviour of the less dispersing sex, usually females, but the direction of this relationship varies among species (reviewed in Lambin *et al.* 2001). Hence, variable environmental conditions and population densities have the potential to create sex-dependent variations in the fine-scale genetic structure (Randall *et al.* 2005, Wolf & Sherman 2007, Lucia *et al.* 2008).

Kinship plays an important role in the formation of social groups (Hamilton 1964, Wolff & Sherman 2007). While it is assumed that few solitary species form distinct kin groups, an increasing number of studies show that relatedness could be an important factor shaping the spatial distribution of solitary species (Matocq & Lacey 2004, Cutrera *et al.* 2005, McEachern *et al.* 2007, Maher 2009, Pilot *et al.* 2010). Indeed, studies of the genetic structure in solitary species showed a strong spatial genetic structure among female at a fine-scale indicating that female kin often live close to each other (Ratnayeke *et al.* 2002, Matocq & Lacey 2004, Cutrera *et al.* 2005, Støen *et al.* 2005, McEachern *et al.* 2007, Maher 2009). However, few studies have assessed the importance of environmental conditions in shaping the relatedness structure of solitary species (McEachern *et al.* 2007, Busch *et al.* 2009, Pilot *et al.* 2010). This type of study is critically needed to gain insights on the flexibility of the social structure of solitary species and on the factors influencing the relatedness structure of wild populations.

The aim of this study was to determine the flexibility of the spatial genetic structure and dispersal behaviour of a solitary species and the role of environmental conditions in shaping the spatial distribution of individuals. More specifically, we assessed juvenile dispersal distances and the fine-scale spatial genetic structure of adults in an eastern chipmunk (*Tamias striatus*) population followed between 2005 and 2010, and experiencing contrasted environmental conditions. Eastern chipmunks are solitary and rely on the seeds of deciduous trees that they store in their burrow and use in winter between torpor bouts (Elliott 1978). The American beech (*Fagus grandifolia*), the dominant species in our study system, is characterized by large inter-annual fluctuations in its seed production in autumn (masting events) (Munro *et al.* 2008, Bergeron *et al.* 2011a).

Reproduction, above ground activity, and torpor expression during hibernation are tightly linked to mast events in this population (Landry-Cuerrier *et al.* 2008; Munro *et al.* 2008, Bergeron *et al.* 2011a). Chipmunks generally show one or two reproductive periods depending on the year, with juveniles emerging from their natal burrow in mid-May (spring) and early September (autumn). Summer reproduction and fall emergence is synchronized with beech seeds ripening during mast years. Spring reproduction and late spring juvenile emergence generally follows a mast in the autumn of the preceding year (Bergeron *et al.* 2011a) (Figure 2.1). Dispersal is obligate for juvenile eastern chipmunks and generally occurs within two weeks following emergence from the maternal burrow. Chipmunks rarely excavate a new burrow and usually use a vacant one (Elliott 1978). There is thus a limited number of potential burrows on our study site during juvenile dispersal event. The two distinct reproductive events generate two contrasted dispersal contexts for juveniles (Figure 2.1). Juveniles born in the autumn have about two months to find a suitable burrow before winter and to store seeds for winter survival. In contrast, juveniles born in the spring have about 5 months to do so. In addition, the extent of beech seed productions varied during juvenile dispersal (Figure 2.1). Reproductive events are the main determinant of population growth in this system (Figure 2.1; Bergeron *et al.* 2011a).

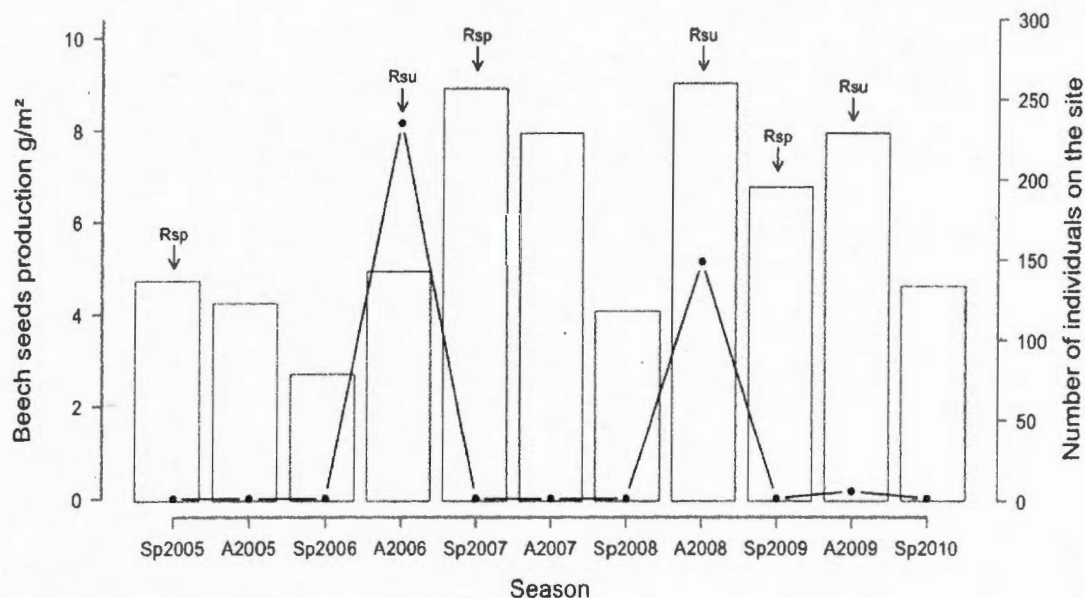


Figure 2.1 Seasonal variation in beech seed production, number of individuals on the site, reproductive event and dispersal event in the mounts Sutton eastern chipmunk population (Québec, Canada); Sp and A stand for spring and autumn of each year; black lines and circles: American beech production (g/m²); white histograms: number of individual on the site (including juveniles), small vertical arrows: reproductive and dispersal event, Rsp = spring reproduction in March and dispersal in May, Rsu = summer reproduction in June and dispersal in September.

The dependence of eastern chipmunks on masting tree seeds and on finding a burrow for survival and reproduction makes them an excellent model species to study the impact of environmental conditions on the dispersal and relatedness structure of solitary species. We expected that the need to find a suitable burrow before the winter, variation in beech seeds production, the decrease in burrow availability and the increase of competition for food at high population size would all influence juvenile dispersal distances and the fine-scale spatial genetic structure of adults the following year. More specifically, we make the following predictions concerning the relationships between environmental conditions, juvenile dispersal and genetic structure: i) A juvenile dispersal distance should be positively related to seed availability and negatively related to population size because of the spatial correlation of environmental conditions. Indeed, mast events are synchronized over a regional scale (Kelly & Sork 2002), and environmental conditions related with a mast (e.g. seeds availability and population size) should thus be spatially correlated at a larger scale than the dispersal ability of chipmunks (Loew 1999). Consequently, a juvenile that disperses during non-mast period (spring or non-mast fall) or at elevated population size

would not find better conditions by dispersing at a longer distance; *ii*) Because time is limiting in the autumn, juveniles that disperse in autumn should disperse at shorter distances than juveniles dispersing in the spring; *iii*) If the dispersal behaviour of juveniles is reflected in the spatial genetic structure of adults the following year, we should detect variable spatial genetic structure on the study site and these variations should be consistent with the dispersal patterns of juveniles the preceding year. When dispersal distance is small, we should detect a strong spatial genetic structure at a fine-scale. In years of greater dispersal distances we should not find any significant spatial genetic structure or that the extent of the spatial genetic structure is larger. In contrast, when *iv*) Dispersal is male-biased in eastern chipmunks (Loew 1999; Chambers & Garant 2010), thus we should find a positive relationship between the genetic and the geographic distance between two females, and an absence of relationship or a negative relationship between genetic and geographic distances between two males; *v*) Resource availability generally affects the distribution of females (Galloway & Boonstra 1989; Lambin *et al.* 2001) and tolerance and space sharing among related females have been reported in other rodent species, particularly at low resources availability (Wolff & Sherman 2007). In this case, we expect that low resources availability particularly limits female's dispersal distance and influence their spatial genetic structure.

2.3 Material & Methods

2.3.1 Study species

Eastern chipmunks are diurnal and have limited social interactions. Home range size is typically of 40m of diameter, but it can vary greatly depending on age, gender and resources availability (Mares *et al.* 1976). Home ranges can overlap broadly, but individuals defend aggressively the core area around their burrow (Elliott 1978). A limited number of captures can thus provide a good estimation of the centre of the home range. Eastern chipmunks have a promiscuous mating system and on our study site females produce litters of two to five juveniles (Bergeron *et al.* 2011b). Only females take care of the offspring in their burrow, and males do not show any

paternal behaviour (Elliott 1978).

2.3.2 Study site and sampling

We used a 25 ha (500 X 500 m) site located in the Ruiter Valley Land Trust in southern Québec, Canada (45°05'N; 72°25'W). Every year individuals were live-trapped on a 250 m-radius circle using 228 Longworth traps placed at 40 m intervals (Longworth Scientific Instruments Ltd, UK). Each chipmunk was uniquely marked with ear tags (National Band and Tag Co., New York, KY) and a PIT tag (Eidap Inc., Alberta, Canada). We sampled tissue from the outer rim of the ear (2 mm²) for genetic analyses. Tissue samples were preserved in 95% ethanol until DNA extractions. At each capture chipmunks were weighed, sexed and their reproductive status assessed. Untagged individual weighting less than 70g and showing no signs of reproduction (i.e. absence of a dark scrotum or of developed mammae) were considered as juveniles. Chipmunks were fitted with a radio-transmitter (model PD-2C, Holohil Systems Ltd., Ontario) and we located their burrows at night using telemetry.

We set up traps in front of the burrow entrance of each reproductively active female (i.e. hypertrophied vulva and/or developed mammae) around the estimated period of emergence of juveniles. We trapped once every two days until no new juvenile was caught for a period of one week. Any juvenile captured at the entrance of a female burrow was assigned to that female and to this burrow location. We confirmed mother-offspring relationships by genetic exclusion (for details see Bergeron *et al.* 2011b), using the software CERVUS 3.0.3 (Kalinowski *et al.* 2007). When genetic data were not available, we used behavioural observations to assign juveniles to a female and to a burrow (i.e. by directly observing a juvenile using a given burrow entrance or by trapping a juvenile in the same trap and at the same time of a reproductive female). Chipmunks with a known mother or natal burrow were considered as residents, and untagged chipmunks captured as adults for the first time on the grid and with an unknown mother were considered as immigrants.

2.3.3 Microsatellites analyses

DNA extraction was performed as detailed in Chambers & Garant (2010). Individuals were genotyped using 11 microsatellite loci designed and used previously for eastern chipmunks (see Bergeron *et al.* 2011b, Chambers & Garant 2010 and Supporting information (Appendice A) Table A.1 for details).

2.3.4 Seeds sampling

We measured beech seeds production using plastic buckets (0.06m²), placed under 30 American beeches having a circumference at breast height > 10cm evenly distributed on the grid. We collected all the seeds in the buckets but considered only the fresh weight of viable seeds. We calculated the biomass of seeds per m² of buckets as an index of seed production and as an indicator of a mast (as in Munro *et al.* 2008; Landry-Cuerrier *et al.* 2008, Bergeron *et al.* 2011a).

2.3.5 Estimation of population size

We estimated population size at $t + 1$ as the product of population size at season t and the survival rates (Φ) of adults and juveniles, plus the number of immigrants and new juveniles caught at $t + 1$ (see Bergeron *et al.* 2011a for more details on the estimation procedure of population size). Briefly, survival rates (Φ) were estimated from capture-recapture histories with the program MARK 6.0 (White & Burnham 1999). Capture histories were constructed based on the annual active period divided in two periods of tree months, each representing a period with potential juvenile emergence: late April-May to the end of July and August 1st to the end of October when all the chipmunks retreated in their burrow for winter. We used Cormack-Jolly-Seber models to estimate Φ for a total of 11 periods between spring 2005 and spring 2010 (see Bergeron *et al.* 2011a), and used the trapping records from spring 2005 as

the baseline population size.

2.3.5 Statistical analyses

We quantified juvenile dispersal distance as the Euclidian distance between the natal burrow and the first burrow occupied by an individual for more than one week. We defined as 'settlement burrow' the burrow occupied during summer or fall (after July) for juveniles born in spring, and in the spring following their first winter (May or June) for juveniles born in autumn. Dispersal distances did not follow a normal distribution and thus were rank transformed. We then performed a multiple regression analysis with dispersal distance as a response variable and sex, dispersal season, the occurrence of a mast during dispersal (spring, mast autumn or non-mast autumn) and population size during dispersal season (including all adults and juveniles) as explanatory variables. We used a backward selection procedure in the software R 2.12.0 (R development core team, 2011), sequentially removing the least significant term from the model based on its P -value ($\alpha = 0.05$).

All adults caught on the study site in the spring of each year (April to end of June) were included in the genetic structure analyses. Both juveniles born in spring and in autumn were considered in the analysis of the genetic structure of the following spring. We tested for significant departures from Hardy-Weinberg equilibrium (HWE) and for linkage disequilibrium using GENEPOP 4.0 (Rousset 2008) (exact test: 1000 dememorizations, 100 batches and 1000 iterations per batch). We adjusted p -values using sequential Bonferroni correction.

We estimated genetic relatedness among individuals using Wang's estimator of relatedness (r_{xy}) (Wang 2002) implemented in SPAGEDI 1.2 (Hardy & Vekemans 2002). We computed a pair-wise geographic distance matrix for every pair of individuals and for every year using GENALEX V.6 (Peakall & Smouse 2006). We computed a minimum convex polygon (MCP) using the *adehabitat* package for R (Calenge 2006) to estimate the home range of

each individual based on 95% of the captures (minimum 5 captures per individual per year; mean: 21 and maximum: 175). We then calculated the Euclidian distance among individuals as being the distance between the centre of their home range (or using the burrow location if the home range was not available).

We assessed the extent of the spatial genetic structure for each sex and for each year using a spatial autocorrelation analysis implemented in GENALEX V.6 (Peakall & Smouse 2006). GENALEX estimates the maximum extent of the detectable non-random genetic structure from a pair-wise squared genetic distance and geographical matrices by calculating an autocorrelation coefficient (r) for categories of distance increasing in size. We tested for statistical significance using 10 000 random shuffling of individuals among geographic locations. These permutations determine the probability of obtaining an autocorrelation coefficient greater than or equal to the observed r , as expected under limited dispersal (Peakall & Smouse 2006). When this probability is less than 0.05, the hypothesis of positive spatial genetic structure is inferred. The maximum extent of positive spatial genetic structure is reached when the autocorrelation coefficient is no longer significant. We examined the data for distances classes ranging from 25m to 100m; we present the result for the 50m distance class because it provides the greatest resolution with a sufficient sample size. We will refer to the extent of detectable spatial genetic structure to indicate the maximum distance class at which the autocorrelation coefficient was significant.

We performed a partial Mantel test (Mantel 1967) with FSTAT (Goudet *et al.* 2002) to establish the relationship between the pair-wise genetic distance (defined as $1-r_{xy}$) and a log transformed pair-wise geographic distance matrix for all adults trapped during the study period. Some dyads were composed of chipmunks that were present on the study site during different years. We took this into account by generating an additional matrix with 1 standing for pairs of individuals that were present during different years and 0 for pairs of individuals that were present together during the same year. We also computed a partial Mantel tests separately for residents, immigrants and resident-immigrants dyads. To test if the relationship between the geographic and the genetic distance found with the Mantel test changed between

years, we computed a Mantel test for every year using the *vegan* package for R (Oksanen *et al.* 2011; R development core team 2.12.0, 2011). We tested for statistical significance with 10 000 random permutations of the data. These analyses were done for males and females separately.

We also used a Wilcoxon test to assess the difference in relatedness between years and, between female dyads, male dyads and male-female dyads within each year. We also compared pair-wise relatedness between immigrant dyads and resident dyads for females and males respectively and also compared the pair-wise relatedness of immigrants-resident dyads for both sexes. For some logistic reasons, our capture success for juveniles at the beginning of the study period (i.e. prior to 2008) was much lower and thus we only considered individuals captured for the first time after 2007 in the immigrant-resident analysis.

2.4 Results

2.4.1 Mast events, population size and dispersal season in our study site

Changes in beech seed production, population size, reproductive season and juvenile dispersal season during the study period (2005-2010) are presented in Figure 2.1. Juveniles dispersed in the autumns of 2006, 2008 and 2009 following a summer reproduction. Juveniles also dispersed in the late spring of 2005, 2007 and 2009 following reproduction in early spring. There was no reproduction in spring 2010. A beech mast occurred in the autumn 2006 and 2008. Very few seeds were produced in 2009 so we did not consider 2009 as a beech mast year (Figure 2.1). Population size varied from 76 individuals in the spring of 2006 to a maximum of 260 individuals in the autumn of 2008 and population size increased during each reproductive event (Figure 2.1).

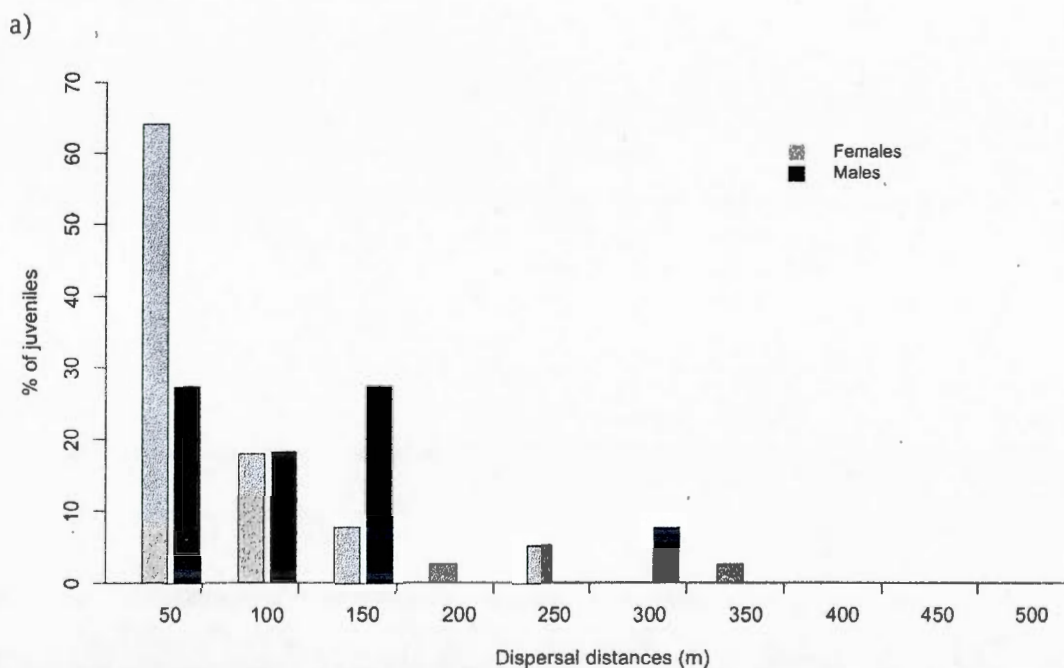
2.4.2 Dispersal distances

Multiple regression analysis revealed that juveniles dispersing in the spring and during a mast autumn went further than juveniles dispersing during a non-mast autumn (Table 2.1, Figure 2.1b) and that males dispersed significantly further away than females (Table 2.1, Figure 2.1a). Population size and all the interaction terms were excluded from the final model, which explained 15.9% of the variance in the data.

Table 2.1 Final model explaining dispersal distances of juvenile in the mounts Sutton eastern chipmunk population (Québec, Canada) (n=50)

	Coefficient \pm s.e.	t-value	P
Intercept	9.11 \pm 6.25	1.46	0.15
Sex:Males ^a	11.22 \pm 4.63	2.42	0.019
Dispersal season: mast autumn ^b	13.41 \pm 6.63	2.02	0.048
Dispersal season: Spring ^b	18.03 \pm 6.71	2.68	0.009

^aFemale is the reference; ^bdispersal season: non-mast autumn is the reference; the adjusted R-square is 15.9 %



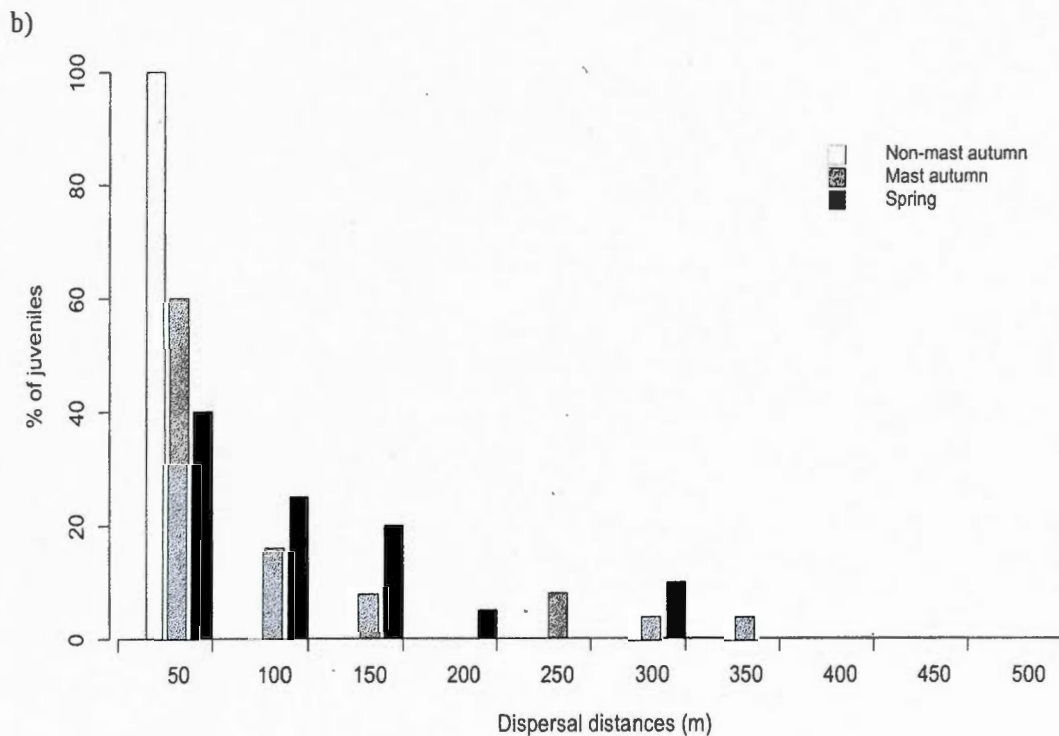


Figure 2.2 Dispersal distances of juvenile eastern chipmunk of the mounts Sutton population, (Québec, Canada), percentage of juveniles in each category of dispersal distances for a) females and males ($n = 39$ and 11 respectively) and b) juveniles dispersing in a mast autumn, a non-mast autumn and in spring ($n = 25$, 5 and 20 respectively).

2.4.3. Population genetic structure

No loci showed consistent departure from HWE and linkage disequilibria across years (after Bonferroni correction). All the loci were thus kept in the analyses.

Fine-scale spatial genetic autocorrelation analyses performed within each year revealed a significant positive autocorrelation for adult females in every year (Table 2.2; see Supporting information (Appendix A) Table A.2 for the autocorrelation coefficient and p-values at every distance intervals). Female maximum extent of the detectable spatial genetic structure was larger in spring following a juvenile dispersal period in autumn and when the population size was at its highest in spring (spring 2007 (200m) and 2009 (250m) (Figure 2.1, Table 2.2). In contrast, we did not find any consistent significant autocorrelation pattern for adult males (see Supporting information (Appendix A) Table ii b).

Table 2.2 Maximum extent of positive spatial genetic structure (i.e. Max females) and p-values (P) detected for adult females caught in the spring in the Mounts Sutton eastern chipmunk population (Québec, Canada)

Year	Max females (m)	P
2005	50	0.015
2006	50	0.009
2007	200	0.042
2008	100	0.010
2009	250	0.026
2010	100	0.043

Mantel tests with all years combined revealed that females located close to each other tended to be more closely related than females located further apart as shown by the positive relationship between their genetic and geographic distances ($r = 0.092$, $n = 12344$ dyads, $P < 0.001$). We found the same positive relationship between genetic and geographic distances when considering dyads of resident, of immigrant or of immigrant-resident females (resident dyads: $r = 0.240$, $n = 296$, $P = < 0.001$; immigrant dyads: $r = 0.096$, $n = 809$, $P = 0.005$; immigrant-resident dyads: $r = 0.340$, $n = 1035$, $P = < 0.001$). Females captured during the same year were not significantly more related than females captured during two different years ($r = -0.012$, $P = 0.17$) even when we considered immigrants and residents separately (residents: $r = 0.006$, $P = 0.91$; immigrants: $r = -0.059$, $P = 0.089$; immigrant-resident dyads: $r = -0.013$, $P = 0.23$).

In contrast, males located farther from each other were significantly more closely related than males located closer to each other in every year ($r = -0.032$, $n = 14815$, $P = < 0.001$). This result was mainly driven by resident males ($r = -0.192$, $n = 184$, $P = 0.010$) as we found no significant relationship between genetic and geographic distance for immigrant males and for immigrant-resident dyads (immigrant dyads: $r = 0.022$, $n = 1581$, $P = 0.39$; immigrant-resident dyads: $r = 0.006$, $n = 1140$, $P = 0.85$). Males trapped during the same year were more related than males trapped during two different years ($r = 0.027$, $P = 0.002$) but this relationship was not significant

when we analysed separately resident, immigrant or immigrant-resident dyads (residents: $r = 0.017$, $P = 0.93$, immigrants: $r = 0.025$, $P = 0.30$; immigrants-residents: $r = 0.005$, $P = 0.86$).

Result from the simple Mantel tests calculated for each year separately also revealed a positive relationship between genetic and geographic distance in all years for females and this relationship was significant in four of the six study years (Table 2.3). For males, the relationship between geographic and genetic distance was negative in five out of six years (significant in 2009, see Table 2.3).

Table 2.3 Relationship between genetic ($1-r_{xy}$) and geographic (euclidian) distances for each year and for female and male eastern chipmunks of the mounts Sutton population (Québec, Canada); n = sample size, r = correlation coefficient from Mantel tests, P : p-values after 10 000 permutations; significant p-values are in bold

Sex	Year	n	r	P
<i>Females</i>				
	2005	9	0.179	0.23
	2006	22	0.107	0.096
	2007	49	0.157	< 0.001
	2008	42	0.097	0.016
	2009	43	0.168	< 0.001
	2010	42	0.137	0.002
<i>Males</i>				
	2005	8	-0.036	0.56
	2006	11	0.151	0.13
	2007	21	-0.094	0.89
	2008	39	-0.059	0.87
	2009	37	-0.103	0.008
	2010	57	-0.007	0.57

Mean pair-wise relatedness comparisons for each dyad type per year revealed that female dyads were more related to each other than male dyads in three of the six study years (2005, 2006 and 2008 and marginally non-significantly in 2007, Table 2.4). Female dyads also had a significantly higher r_{xy} than heterosexual dyads in 2005 and 2006 (Table 2.4). Male dyads had a significantly smaller r_{xy} than heterosexual dyads in 2008 (Table 2.4). All the other dyad types were similarly related to each other. We did not find any significant difference between the pair-wise relatedness of immigrants and residents of both sexes (males: immigrants: mean $r_{xy} = 0.007 \pm 0.195$, $n = 736$; residents: $r_{xy} = 0.003 \pm 0.184$, $n = 49$; $P = 0.84$; females: immigrants: mean $r_{xy} = 0.004 \pm 0.201$, $n = 318$; residents: $r_{xy} = -0.004 \pm 0.195$, $n = 109$; $P = 0.76$). We also found no significant difference between r_{xy} of immigrant females and males ($P = 0.76$), between resident females and males ($P = 0.80$), and between immigrants–resident

dyads in both females and males (male mean $r_{xy} = -0.011 \pm 0.196$, $n = 410$; female mean $r_{xy} = -0.025 \pm 0.186$, $n = 406$; $P = 0.33$). Mean pair-wise relatedness comparisons revealed that adults present in 2010 were more related to each other (i.e. higher mean r_{xy}) than adults present in all the other years except 2005 (Table 2.4; 2005: Wilcoxon test $P = 0.42$; 2006: $P = 0.017$; 2007: $P < 0.001$; 2008: $P < 0.001$; 2009: $P = 0.026$) and adults present in 2009 were more related than adults present in 2008 (Table 2.4; $P = 0.026$) (after Benjamini and Yekutieli correction (2001)).

Table 2.4 Mean annual pair-wise relatedness coefficients among adults in the mounts Sutton eastern chipmunk population (Québec, Canada) and comparison between dyad types; n = sample size, FF = female dyads, MM= males dyads and MF = male-female dyads; significant p-values are in bold

Year	n	Overall r_{xy} \pm s.e.	FF r_{xy} \pm s.e.	MM r_x \pm s.e.	MF r_{xy} \pm s.e.	FF vs MM p-value	FF vs MF p-value	MM vs MF p-value
2005	50	-0.017 ± 0.190	0.015 ± 0.195	-0.029 ± 0.183	-0.024 ± 0.189	0.006	0.004	0.82
2006	69	-0.022 ± 0.194	-0.003 ± 0.195	-0.037 ± 0.192	-0.023 ± 0.194	0.002	0.027	0.18
2007	138	-0.023 ± 0.199	-0.016 ± 0.204	-0.026 ± 0.196	-0.024 ± 0.197	0.053	0.13	0.46
2008	106	-0.026 ± 0.190	-0.019 ± 0.191	-0.039 ± 0.189	-0.023 ± 0.190	0.009	0.69	0.007
2009	158	-0.017 ± 0.193	-0.013 ± 0.197	-0.019 ± 0.190	-0.017 ± 0.194	0.37	0.63	0.57
2010	124	-0.009 ± 0.193	-0.014 ± 0.203	-0.005 ± 0.189	-0.009 ± 0.192	0.078	0.18	0.50

2.5 Discussion

Our results indicate that season and seed availability affected juvenile dispersal in eastern chipmunks. Overall the genetic structure of the population was relatively stable from year to year. However, we found that the fine scale spatial genetic structure of females was labile. We also found between-sex differences in the spatial genetic structure as well as differences in juvenile dispersal distances that are both consistent with male-biased dispersal behaviour. Beech seed production has been shown to affect multiple aspects of the chipmunks life history and population dynamics (Landry-Cuerrier *et al.* 2008; Bergeron *et al.* 2011a).

Chipmunks both anticipate the mast by reproducing in the summer of a mast year and the spring following a mast. As a result, beech seed production, and chipmunk reproduction, population density, and burrow availability are all interrelated, and it is not always possible to separate their effects on dispersal and genetic structure. However, the overall factor that drives the system and its components (dispersal and structure) is seed production. In case of dispersal, we could clearly distinguish the direct effects of seed production on dispersal and structure and its indirect effects acting through population density. When it was not possible, we discussed the overall (i.e. both direct and indirect) effects of seed production without providing more details. Below we briefly discuss the effects of sex on dispersal before providing a full interpretation of the effects of environmental conditions on dispersal and the genetic structure of the population.

2.5.1 Sex-biased dispersal

Recent studies suggested that sex-biased dispersal can generate differences between the sexes in the fine-scale spatial genetic structure even in the absence of distinct natal philopatry of one sex (Cutrer *et al.* 2005, McEachern *et al.* 2007). Dispersal behaviour of juvenile eastern chipmunks has been shown to be male-biased in previous studies using either telemetry or analyses of genetic structure at a larger scale (Loew 1999; Chambers & Garant 2010). Our results are also consistent with a male-biased dispersal behaviour: juvenile males dispersed further than females and a sex-bias was also detectable in the spatial genetic structure of the adult population. Recently, Bergeron *et al.* (2011b) found that female eastern chipmunks can bias the paternity of their offspring in favour of less related males. Such behaviour related to inbreeding avoidance should lead to selection for male dispersal (Lehmann & Perrin 2003). Furthermore, related resident adult males were located farther away from each other than unrelated males, which suggests that the avoidance of competition between related males might be an important factor selecting for male dispersal and that siblings might even disperse in opposite direction during natal dispersal. Female mammals disperse less because familiarity with the natal area may facilitate the acquisition of resources and breeding sites (Greenwood 1980, Lawson Handley & Perrin 2007). In addition, spatial clustering of kin

may reduce the frequency of agonistic interactions and favour space sharing among relatives (Lambin *et al.* 2001, Wolff & Sherman 2007). We found a significant spatial autocorrelation pattern between 0 and 50m for all the study years suggesting that female neighbours are relatives. Given that the diameter of a female home range is around 40m, this spatial autocorrelation occurs at a scale at which most of the social interactions must take place. It is thus possible that female relatives tolerate each other and share home ranges like it has been found of other solitary species (Lambin *et al.* 2001, Wolff & Sherman 2007, Maher 2009). The obligate dispersal in eastern chipmunks and the competition for space might prevent a pronounced spatial clustering of female kin in this species.

2.5.2 Environmental conditions, dispersal behaviour, and spatial genetic structure

Recently, Bergeron *et al.* (2011a) have shown that eastern chipmunks can anticipate a mast and reproduce so that juveniles emerge when beech seeds are available in autumn. They also show a spring reproduction following a mast in the autumn (Figure 2.1). Furthermore, the mast affects activity budget and above ground activity during the summer. Our study suggests that the occurrence of a mast could have an impact on the dispersal distance of juveniles. Juveniles dispersing during a non-mast autumn dispersed at shorter distances than juveniles dispersing during a mast autumn or during spring despite the absence of beech seed production in spring. In contrast, population density was not kept in the model and therefore may not play an important role on dispersal distance. These results suggest that both dispersal season and beech seed production could affect directly the dispersal distance of juveniles, but that indirect effects of seed production on dispersal through an increase in population density and a decrease in burrow availability the year of a mast might be negligible. Nevertheless, these results should be taken with caution given the small sample size (i.e. 5 juveniles) in the non-mast autumn related to the rare summer reproductive events occurring during non-mast years.

Our study design prevents us from sampling juveniles that dispersed outside of the study grid. The probability of catching a juvenile on the grid after it has dispersed decreases with its

dispersal distance and the location of its natal burrow relative to the centre of the grid. Our design, thus, probably limited sample size and may underestimate dispersal distances, by missing far-dispersing individuals. However, the majority of the dispersal distances that we report were less than 200 m for a grid of 500 m, and none of the juveniles was found dispersing at more than 350 m, suggesting that only a minority of individuals dispersed outside of the limits of our study area (Figure 2.2). Missing individuals that dispersed outside the grid probably reduced our ability to detect differences among sexes or environmental conditions. Despite this potential limitation, we were able to find strong differences in dispersal between males and females and between seasons, which indicates that these effects must have been strong to be detectable.

We found that the maximum extent of the spatial genetic structure of adult females was larger during period of high density and following a juvenile emergence in autumn (spring 2007 and 2009). Despite the absence of obvious direct effects of density on dispersal distance, we may still expect some effects of density on the genetic structure of the population. During the mast autumns of 2006 and 2008, the large number of juveniles that were produced had to find a burrow. These juveniles were considered in the spatial genetic structure analyses of the following spring. In social rodent species, juveniles stay in the natal site and create kin clusters (Dobson 2007). On the contrary, dispersal is obligate in the eastern chipmunk, owning a burrow is necessary for survival (Elliott 1978), and there is a limited number of vacant burrows on the site. Increased population density may thus force juveniles to disperse outside of the kin clusters in a divergent way, which in turn may increase the extent of genetic structure of adults the following spring (2007 and 2009). In parallel, a high number of new immigrants settling on the grid during the autumn 2006 and 2008 and located the following spring (see Bergeron *et al.* 2011b), probably diluted the link between relatedness and geographic distance and increased the extent of genetic structure.

Only a handful of studies have assessed the effects of spatial or temporal variation in environmental conditions on population genetic structure in solitary species (Cutrer *et al.* 2005, McEachern *et al.* 2007, Busch *et al.* 2009, Pilot *et al.* 2010). For example, Busch *et al.*

(2009) studied the spatial genetic structure of a population of banner-tailed kangaroo rat (*Dipodomys spectabilis*) in Arizona over 14 years with variable population size. They found that the spatial genetic structure of the population was labile and that the maximum extent of spatial genetic structure was positively correlated with population size. Cutrera *et al.* (2005) compared two populations of the Talar tucos-tucos (*Ctenomys talarum*), a solitary rodent of Argentina, and found that kin structure, and particularly female kinship and spatial genetic structure was more pronounced in the population with a high-density even in the absence of marked philopatry. These studies suggest that relatedness structure of solitary species can be relatively labile and depends on environmental conditions, particularly for females. In our study, the relationship between the genetic and geographic distances was almost always significant and positive for adult females, suggesting strong and stable spatial aggregation of related females. It was almost always random for males, and thus was not sensitive to changes in environmental conditions. However, the extent of female genetic structure changed from year to year depending on environmental conditions, revealing variation in the level of kin aggregation.

2.5.3 Causes of observed dispersal behaviour

Juvenile chipmunks have to find a vacant burrow and store seeds for winter survival soon after emergence. Masting events are synchronized at the regional scale (Kelly & Sork 2002). Consequently, a dispersing juvenile would find approximately the same seeds availability even if travelling over rather long distances. In addition, contrary to spring dispersing juveniles, juveniles dispersing in autumn have only a couple of months to find a suitable burrow and to store seeds before winter. During dispersal, an individual may encounter several settlement opportunities. However, it is assumed that individuals have a refractory period where they reject potential habitats even high quality ones, and that this period depends on the availability of either habitat resources or research time (Stamps and Davis 2006; Stamps *et al.* 2007). Therefore, a juvenile that disperses in autumn and during low seed availability conditions may benefit from choosing the first suitable vacant burrow it encounters rather than from taking the risk of dispersing further. A juvenile dispersing in

autumn but during a mast event will still have a limited time to find an appropriate burrow, but the availability of seeds arguably decreases the costs of dispersal.

2.6 Conclusion

Our study shows that the spatial distribution of relatives in a population of solitary species can be labile and depends on environmental conditions. In particular the effects of American beech seed production on the genetic structure appear to be essentially indirect, through its effects on chipmunks reproduction and the recruitment of juveniles. Following mast autumn, the high production of juveniles led to an increase in the density of the population. This increased density may force an eccentric dispersion of residents juveniles, which in addition to the dilution effects created by the arrival of new juvenile immigrants on the study site increases the extent of the genetic structure. Beech seed production may also have a more direct effect on the genetic structure by affecting juvenile dispersal distances. This effects are mostly observable in females which social structure and dispersal behaviour may have evolved mainly under the pressure of resources distribution. In the males, dispersal seem to depend more strongly on evolutionary causes such as competition avoidance with kin or inbreeding avoidance, and their longer dispersal distance and genetic structure did not appear to be sensitive to fluctuation in resources production. Our study, therefore, highlights the importance of analysing the interrelations between ecological conditions and evolutionary causes to get a complete picture of the evolution of dispersal and its consequences on the genetic structure of a population.

Acknowledgments

We would like to thank all the field assistants, graduate students and technicians who helped collect data in the field. G.D.M. and P.B. were both supported by postgraduate scholarships from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and by the Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) scholarship programs. This work was funded by NSERC Discovery Grants to D.R. and D.G., and by a

research team grant provided by FQRNT to D.R., D.G., M.M. Humphries, D. Kramer and D. Thomas.

2.7 References

- Anderson SJ, Fike JA, Dharmarajan G, Rhodes OEJ. (2006) Characterization of 12 polymorphic microsatellite loci for eastern chipmunks (*Tamias striatus*). *Molecular Ecology Notes* 7:513–515.
- Benjamini Y, Yekutieli D (2001) The control of the false discovery rate in multiple testing under dependency. *Annals of Statistics* 29, 1165–1188.
- Bergeron P, Réale D, Humphries MM, Garant D (2011a) Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks. *Ecology* doi:10.1890/11-0766.1
- Bergeron P, Réale D, Humphries MM, Garant D (2011b) Evidence of multiple paternity and mate selection for inbreeding avoidance in wild eastern chipmunks. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 1685–1694.
- Bowler DE, Benton TG (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behavior to spatial dynamics. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 80, 205–225.
- Busch JD, Waser PM, DeWoody JA (2009) The influence of density and sex on patterns of fine-scale genetic structure. *Evolution* 63, 2302–2314.
- Calenge C (2006) The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197, 516–519.
- Chambers JL, Garant D (2010) Determinants of population genetic structure in eastern chipmunks (*Tamias striatus*): the role of landscape barriers and sex-biased dispersal. *Journal of Heredity* 101, 413–422.
- Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD (2001) *Dispersal*. Oxford University Press, Oxford.
- Coltman DW, Pilkington JG, Pemberton JM (2003) Fine-scale genetic structure in a free-living ungulate population. *Molecular Ecology* 12, 733–742.
- Cutrer AP, Lacey EA, Busch C (2005) Genetic structure in a solitary rodent (*Ctenomys talarum*): implications for kinship and dispersal. *Molecular Ecology* 14, 2511–2523.
- Dobson FS (2007) Gene dynamics and social behavior. In: *Rodents Societies : An Ecological and Evolutionary Perspective* (eds Wolff JO, Sherman PW 2007), pp.

163-172. The University of Chicago Press, Chicago.

- Elliott L (1978) Social behavior and foraging ecology of the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *The Adirondack Mountains Smithsonian Contribution to Zoology* **265**, 1-107.
- Galloway M, Boonstra R (1989) Response of the eastern chipmunk, *Tamias stiaus*, to sex ratio manipulations. *Oikos* **55**, 3-10
- Goudet J, Perrin N, Waser P (2002) Tests for sex-biased dispersal using bi-parentally inherited genetic markers. *Molecular Ecology* **11**, 1103-1114.
- Greenwood PJ (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behavior* **28**, 1140-1162.
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology* **7**, 1-52.
- Hardy OJ, Vekemans X (2002) SPAGeDI: A versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes* **2**, 618-620.
- Kalinowski ST, Taper ML, Marshall TC (2007) Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Molecular ecology* **16**, 1099-1106.
- Kelly D, Sork LV (2002) Mast seedind in perennial plants: why, how and where ? *Annu.Rev.Ecol.Syst* **33**, 427-447.
- Lacey EA, Sherman PW (2007) The ecology of sociality in rodents. In: *Rodents Societies : An Ecological and Evolutionary Perspective* (eds Wolff JO, Sherman PW), pp.163-172. Chicago University Press, Chicago.Illinois.
- Lambin X, Aars J, Piertney SB (2001) Inbreeding, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence. In: *Dispersal* (eds. Clobert J, Danchin E, Dhondt AA, Nichols JD), pp. 110-122. Oxford University Press, Oxford.
- Lawson Handley LJ, Perrin N (2007) Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal. *Molecular Ecology* **16**, 1559-1578.
- Landry-Cuerrier M, Munro D, Thomas DW, Humphries MM (2008) Climate and resource determinants of the fundamental and realized metabolic niches of hibernating chipmunks. *Ecology* **89**, 3306-3316.
- Lehmann L, Perrin N (2003) Inbreeding avoidance through kin recognition: choosy females boost male dispersal. *American Naturalist* **162**, 638-652.

- Loew S (1999) Sex-biased dispersal in eastern chipmunks, *Tamias striatus*. *Evolutionary Ecology* **13**, 557-577.
- Lucia EK, Keane B, Hayes LD, Lin KY, Scafer LR, Solomon NG (2008) Philopatry in prairie voles : an evaluation of the habitat saturation hypothesis. *Behavioral Ecology* **19**, 774-783.
- Maher CR (2009) Genetic relatedness and space use in behaviorally flexible species of marmot, the woodchuck (*Marmota monax*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **63**, 857-868.
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* **27**, 209-220.
- Mares MA, Watson MD, Lacher TE (1976) Home range perturbations in *Tamias striatus*. Food supply as a determinant of home range and density. *Oecologia* **25**, 1-12.
- Matocq MD, Lacey E (2004) Philopatry, kin clusters, and genetic relatedness in a population of woodrats (*Neotoma macrostis*). *Behavioral Ecology* **15**, 647-653.
- McEachern MB, Eadie JM, Van Vuren DH (2007) Local genetic structure and relatedness in a solitary mammal, *Neotoma fuscipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**, 1459-1469.
- Munro D, Thomas DW, Humphries MM (2008) Extreme suppression of aboveground activity by a food-storing hibernator, the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *Canadian Journal of Zoology* **86**, 364-370.
- Oksanen J, Blanchet G, Kindt R, Legendre P, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry MH, Wagner S, Wagner H (2011) Vegan: community ecology package. R package version 1.17-9.
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel: population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* **6**, 288-295.
- Peters MB, Glenn JL, Svete P, Hagen C, Tsyusko OV, DeCoursey P, Lieutenant-Gosselin M, Garant D, Glenn TC (2007) Development and characterization of microsatellite loci in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). *Molecular Ecology Notes* **7**:877-879.
- Pilot M, Dabrowski MJ, Jancewicz E, Schtickzelle N, Gliwicz J (2010). Temporally stable genetic variability and dynamic kinship structure in a fluctuating population of the root vole *Microtus oeconomus*. *Molecular Ecology* **19**, 2800-2812.
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.

- Randall JA, Rogovin K, Parker PG, Eimes JA (2005) Flexible social structure of a desert rodent, *Rhombomys opimus* : philopatry, kinship, and ecological constraints. *Behavioral Ecology* **16**, 961-973.
- Ratnayeke S, Tuskan GA, Pelton MR (2002) Genetic relatedness and female spatial organization in a solitary carnivore, the raccoon, *Procyon lotor*. *Molecular ecology* **11**, 1115-1124.
- Rousset F (2008) Genepop'007: a complete reimplementation of the Genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources* **8**, 103-106.
- Spong G, Stone J, Creel S, Björklund M (2002) Genetic structure of lions (*Panthera leo* L.) in the Selous game reserve: implications for the evolution of sociality. *Journal of Evolutionary Biology* **15**, 945-953.
- Stamps JA, Davis JM (2006) Adaptive effects of natal experience on habitat selection by dispersers. *Animal Behavior* **72**, 1279-1289.
- Stamps JA, Davis JM, Blozis SA, Boundy-Mills KL (2007) Genotypic variation in refractory periods and habitat selection by natal dispersers. *Animal Behavior* **74**, 599-610.
- Støen OG, Bellemain E, Sæbø S, Swenson JE (2005) Kin related spatial structure in brown bears *Ursus arctos*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **59**, 191-197.
- Wang J (2002) An estimator for pair-wise relatedness using molecular markers. *Genetics* **160**, 1203-1215.
- White GC, Burnham KP (1999) Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* **46**, S120-S139.
- Wolff JO, Sherman PW (2007) *Rodents Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*. Chicago University Press, Chicago, Illinois.

CHAPITRE III. CONCLUSION

Nous avons évalué la flexibilité du comportement de dispersion et la répartition spatiale des individus apparentés chez une espèce solitaire. À cet effet, nous avons étudié l'impact d'une forte variation des conditions environnementales sur les distances de dispersion des jeunes et la structure génétique spatiale d'une population de tamia rayé (*Tamias striatus*). Nous avons également déterminé si l'effet de ces conditions était le même pour les mâles et les femelles de la population.

3.1 Flexibilité du comportement de dispersion et de la structure génétique spatiale

Notre étude révèle que, tout comme chez les mammifères sociaux, la distribution des individus apparentés et le patron de dispersion des jeunes chez une espèce solitaire peuvent être flexibles.

Notre étude montre que le comportement de dispersion des jeunes tamias rayés dépend de leur sexe, les mâles dispersant à des distances moyennes plus grandes que les femelles, et qu'il est sensible aux variations des conditions environnementales, particulièrement à la disponibilité des ressources alimentaires et au temps disponible pour trouver un terrier adéquat avant l'hiver. En effet, les jeunes tamias rayés ont parcouru une plus grande distance lorsqu'il y avait une grande production de graines lors de leur dispersion. Les jeunes ont également parcouru une plus grande distance lorsqu'ils avaient plus de temps disponible pour trouver un terrier adéquat avant l'hiver, c'est-à-dire lorsque leur dispersion avait lieu au printemps. Par contre, la taille de la population n'a eu aucun effet sur les distances de dispersion des jeunes. Nous montrons également que la structure génétique spatiale des femelles varie selon les années, alors que la structure génétique spatiale des mâles ne varie pas. L'étendue de la structure génétique spatiale des femelles adultes était plus grande suivant

une émergence et une dispersion des jeunes à l'automne, suggérant que l'impact de la saison sur les patrons de dispersion des jeunes se reflète dans la distribution des adultes apparentés l'année suivante.

Des études menées chez les rongeurs sociaux ont montré que leur structure sociale peut être flexible et dépendre des conditions environnementales (Wolff et Sherman 2007). D'ailleurs, certaines espèces de rongeurs peuvent vivre de façon solitaire ou sociale selon l'abondance des ressources (Randall 2005; Schradin et Pillay 2005; Schradin, König et Pillay 2010). Quelques études seulement ont analysé l'impact d'une variation temporelle ou spatiale des conditions environnementales sur la structure génétique spatiale d'espèces solitaires (Cutler, Lacey et Busch 2005; McEachern, Eadie et Van Vuren 2007; Busch, Waser et DeWoody 2009; Pilot *et al.* 2010), mais il paraît de plus en plus claire que la distribution des individus apparentés chez les espèces solitaires est flexible tout comme chez les espèces plus sociales.

3.2 Les causes évolutives de la dispersion

La flexibilité du comportement de dispersion des jeunes tamias rayés et de la structure génétique spatiale des femelles peut être attribuable à la variation de l'importance relative des coûts et des bénéfices de la dispersion selon les conditions environnementales et selon le sexe (Solomon 2003). Par exemple, lorsque les ressources sont limitées, les coûts énergétiques de la dispersion peuvent être plus importants que les coûts de la compétition entre individus apparentés, surtout si un partage de l'espace et une certaine tolérance entre parents est possible. Les différences de comportement de dispersion entre les mâles et les femelles peuvent être attribuées aux déterminants du succès reproducteurs de chaque sexe (Greenwood 1980). Lors de notre étude, la structure génétique spatiale des mâles n'a pas varié en fonction des conditions environnementales. Ainsi, il semble que le comportement des mâles serait davantage contraint par des pressions évolutives indépendantes des conditions environnementales étudiées, comme l'évitement de la consanguinité ou de la compétition entre les pairs pour les partenaires sexuels (Greenwood 1980; More et Ali 1984; Lawson Handley et Perrin 2007). En revanche, le comportement de dispersion des femelles serait plus

flexible parce qu'il aurait évolué en réponse à l'accès à des ressources dont l'abondance varie temporellement (Greenwood 1980; Lawson Handley et Perrin 2007; Lambin, Aars et Piernney 2001). De plus, les bénéfices d'une familiarité et d'une tolérance entre voisins apparentées pourraient être plus importants que les coûts associés à leur compétition (Greenwood 1980 ; Bowler et Benton 2005). Nous avons trouvé une structure génétique spatiale significative à l'échelle du domaine vital d'un individu (50m) et donc à l'échelle à laquelle la plupart des interactions sociales devraient avoir lieu. Le *tamias* rayé même s'il est considéré comme solitaire, a de nombreuses interactions sociales. Par exemple, les domaines vitaux de voisins se chevauchent et ils s'engagent régulièrement dans des interactions agonistiques pour défendre leur territoire (Elliott 1978). Il est donc possible qu'il y ait une diminution des interactions agonistiques entre femelles apparentées ou un certain partage de l'espace qui pourrait être particulièrement avantageux lorsque les ressources sont peu abondantes.

3.3 Impact de la production de graines sur la population

Les épisodes de production de graines par les arbres à paison ont un impact important sur plusieurs facettes de l'écologie des animaux (Boutin *et al.* 2006; Koenig et Knops 2005). Par exemple, Hannon et ses collaborateurs (1987) ont montré que, chez des populations de Pic glandivore (*Melanerpes formicivorus*) de la côte ouest des États-Unis, les cycles de production de glands influencent la dynamique de ces populations, particulièrement le recrutement des juvéniles. De plus, Jones et ses collaborateurs (1998) ont montré que les cycles de production de graines des chênes dans le nord des États-Unis peuvent avoir des impacts sur toute une communauté et sur la santé humaine. Lorsqu'il y a une production de glands par les chênes, il y a une augmentation de la densité des populations de souris *Peromyscus leucopus* et du cerf *Odocoileus virginianus*. Ces derniers sont les hôtes de la tique *Ixodes scapularis* porteur de la bactérie *Borrelia burgdorferi* responsable de la maladie de Lyme chez les humains. Ainsi, la production de glands a un impact sur les risques de contracter la maladie de Lyme par les humains via son effet sur les populations de souris et de cerfs. De plus, la souris se nourrit de glands et des pupes du papillon *Lymantria dispar*. Lorsqu'il est abondant, ce papillon peut avoir d'importantes conséquences pour les forêts de

chênes : ils défolient les arbres et nuisent à leur croissance. Lorsqu'il y a une production de glands, la grande densité de souris et leur prédation sur les pupes du papillon garde l'abondance des populations de papillons basse. Alors que l'abondance des populations de papillons augmente lorsqu'il y a peu de souris, résultat de la faible production de glands par les chênes.

Dans le cas du tamia rayé, les cycles de production de graines par les hêtres ont une influence sur les patrons de torpeur des individus (Landry-Cuerrier *et al.* 2008) et sur leurs patrons d'activité (Munro, Thomas et Humphries 2008). De plus, Bergeron *et al.* (2011a), ont montré que les épisodes de production de graines ont également une influence sur les épisodes de reproduction. Notre étude montre que la production de graines a également un impact sur les patrons de dispersion des jeunes et sur l'ensemble de la structure génétique spatiale de la population par son effet sur les épisodes de reproduction. Ainsi, en synchronisant les épisodes de reproduction des tamias, les cycles de production des graines pourraient affecter toute la structure sociale de la population. De plus, il est possible que la production de graines ait un impact à une échelle bien plus grande, en influençant le taux d'immigration et d'émigration dans les populations et les flux géniques.

Troisièmement, notre étude souligne l'importance des graines des arbres décidues et particulièrement des graines d'hêtres à grande feuille pour le tamia rayé. La synchronisation des épisodes de reproduction de ces arbres (paisson) a un impact important sur toute la dynamique de la population et sa structure génétique spatiale. Ainsi, les facteurs qui ont un impact sur les cycles de production de graines ont également un impact sur la dynamique de la population. Les causes de la synchronisation des épisodes de production des graines de ces arbres sont toujours débattues, mais il semble que la température, et particulièrement la quantité de précipitations soit un des facteurs déterminant de la production de graines (Kelly et Sork 2002). De plus, certains modèles portant sur les effets des changements climatiques sur la composition des forêts prédisent qu'il y aura une diminution de l'abondance des hêtres en Amérique du Nord (McKenney-Easterling *et al.* 2000). Ainsi, il est possible que les changements climatiques et surtout les changements de régime de précipitations, aient un

impact sur la dynamique des populations de tamias rayés. Par contre, à court terme, c'est la maladie corticale du hêtre qui menace les populations d'hêtres à grande feuille en Amérique du Nord (Morin *et al.* 2007). Pourtant, malgré la progression rapide de la maladie, il ne semble pas y avoir de liens directs entre les invasions de la maladie et la densité de hêtres dans une région. De plus, la maladie semble envahir les forêts qui sont dominées par le hêtre et dans une moindre mesure les forêts où le hêtre est présent en plus petite quantité (Morin *et al.* 2007). Donc, il est possible que dans les forêts envahies par la maladie, le tamia rayé ait d'autres sources de nourriture comme des graines d'érables rouges, d'érables à sucre ou des glands de chênes. Ainsi, une diminution de la quantité d'hêtre à grande feuille pourrait avoir un impact sur la dynamique des populations de tamias rayés au sud du Québec, mais la présence du tamia rayé dans les forêts québécoises ne semble pas menacée à court ou à moyen terme.

3.4 Limitations de l'étude

D'abord, tel que mentionné dans le chapitre principal de ce mémoire, la taille de notre site d'étude nous a empêché de capturer les jeunes qui se sont établis à l'extérieur du site. Pour évaluer les distances de dispersion de tous les jeunes produits nous aurions pu suivre leurs déplacements par télémétrie jusqu'à leur site d'établissement ou agrandir le site d'étude. Toutefois, une telle procédure impose une charge en terme de matériels, de temps et de main-d'œuvre que nous ne pouvions pas assumer. Néanmoins, la distance de dispersion maximale que nous avons observée est de moins de 350m pour un site de 500m par 500m. Par conséquent, il y a sans doute eu peu de jeunes qui se sont dispersés hors de l'aire d'étude. De plus, si l'effet des conditions environnementales sur les distances de dispersion sont détectables à une échelle aussi fine que celle de notre site d'étude, il est fort probable que nous aurions détecté un effet encore plus grand en élargissant notre site d'étude ou en suivant les jeunes par télémétrie.

Ensuite, nous disposons d'une petite taille d'échantillon pour les jeunes qui se sont dispersés lors d'un automne avec peu de graines (2009). Peu de jeunes ont survécu à l'hiver 2010, probablement dû à la faible production de graines (Bergeron *et al.* 2011a). Nous n'avons

donc pas recapturé beaucoup de jeunes au printemps 2010. Afin de confirmer l'impact de la production de graines et de la saison sur les distances de dispersion, nous devrions faire le même type d'analyse avec au minimum une autre année semblable à 2009. Toutefois, les conditions rencontrées en 2009 (dispersion d'automne et peu de graines) sont rares puisque le *tamias* synchronise habituellement ses épisodes de reproduction avec la production de graines par les hêtres (Bergeron *et al.* 2011a).

Les risques de prédation lors de la dispersion peuvent être importants, surtout lorsque les jeunes traversent des habitats non-familiers (Johnson et Gaines 1990). Il est donc possible que les individus qui parcourent de grandes distances lors de leur dispersion soient davantage victime de prédation que les individus qui parcourent de plus petites distances et qui restent proches de leur habitat de naissance. Ainsi, la prédation pourrait avoir un impact sur la structure génétique spatiale de la population. Malheureusement, nous ne disposons pas de données sur les prédateurs du *tamias* rayé sur notre site d'étude, nous n'avons donc pas pu vérifier cette hypothèse.

De plus, l'écologie du *tamias* rayé et la dynamique de la population sont étroitement liés aux cycles de production des graines (Munro, Thomas et Humphries 2008, Landry-Cuerrier *et al.* 2008, Bergeron *et al.* 2011a, 2011b). Ainsi, la production de graines, la saison de dispersion des jeunes, la taille de la population et la disponibilité des terriers sont tous interreliés et il n'est pas facile de séparer l'effet de chacun de ces facteurs. Cette difficulté n'est pas unique à notre étude. En effet, la plupart des études qui utilisent des populations sauvages font face à ce type de limitations. Souvent, seules les expériences en milieu contrôlé qui manipulent une seule variable à la fois peuvent isoler l'effet d'un facteur sur le comportement étudié. Néanmoins, nous avons été en mesure de distinguer certains patrons qui vont d'ailleurs dans le même sens de ce qui a été démontré en captivité chez d'autres espèces de rongeurs (Gundersen et Andreassen 1998; Le Galliard *et al.* 2006; Lucia *et al.* 2008; Hahne *et al.* 2010).

3.5 Directions futures

Premièrement, notre étude suggère que les femelles apparentées sont voisines, alors que les mâles apparentés seraient plutôt situés loin les uns des autres. Nous avons attribué ces différences aux bénéfices de la proximité spatiales des femelles apparentées comme une certaine tolérance et un plus grand partage de l'espace entre parentes. Il pourrait être intéressant de vérifier si les femelles apparentées partagent effectivement une plus grande partie de leur domaine vital que les femelles non apparentées. Pour ce faire, nous devrions mesurer le domaine vital des femelles et vérifier le niveau de chevauchement entre voisines apparentées. De plus, il pourrait être intéressant de comparer le niveau de chevauchement de domaine vital des femelles selon les conditions environnementales.

Deuxièmement, notre étude montre qu'une variation temporelle de conditions environnementales influence la distribution des femelles apparentées. Nous pourrions maintenant évaluer l'impact d'une variation spatiale des conditions environnementales sur la distribution des individus. En effet, bien que le site d'étude soit relativement homogène, il est possible que certaines zones soient de meilleure qualité que d'autres. Il pourrait donc être intéressant d'évaluer l'apparentement des individus qui vivent dans ces zones. Nous pourrions également évaluer si nous trouvons les patrons observés dans d'autres populations avec des conditions environnementales différentes. Ce type d'analyse nous permettrait d'évaluer l'influence d'une variation spatiale de conditions environnementales à petite et à grande échelle sur les patrons de dispersion et la structure génétique spatiale d'une population sauvage.

Troisièmement, notre étude suggère que les mâles et les femelles ne sont pas affectés de la même manière par les conditions environnementales. Outre le sexe, d'autres différences phénotypiques sont susceptibles d'influencer le comportement de dispersion des jeunes (Clobert *et al.* 2009). Des études ont montré que le poids, le statut reproducteur, le statut hormonal, l'expérience natal et la personnalité ont une influence sur le comportement de dispersion des individus (Woodroffe, McDonald et da Silva 1993; Nunes *et al.* 1997; Dufty et Beltroff 2001; Dingemanse *et al.* 2003; Davis et Stamps 2004; Duckworth et Badyaev 2007;

Benard et McCauley 2008). Nous pourrions vérifier si d'abord les résultats de ces études s'appliquent au *tamias rayé*, mais surtout si l'influence de ces traits sur le comportement de dispersion varie selon les conditions environnementales rencontrées.

APPENDICE A

Informations supplémentaires au chapitre I
(Supporting information)

Table A.1 . Number of allele (*A*), observed (*H_o*) and expected (*H_e*) heterozygosity and exclusion probability of the loci used in the genetic structure and parentage analysis of the mounts Sutton eastern chipmunks population (Québec, Canada) (CHIP were designed for chipmunks by Peters *et al.* 2007 and EACH by Anderson *et al.* 2006)

Locus	<i>A</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	Exclusion probability*
EACH 1	10	0.757	0.817	0.645
EACH 3	5	0.554	0.563	0.267
EACH 4	12	0.709	0.724	0.525
EACH 6	8	0.439	0.496	0.278
EACH 8	7	0.336	0.373	0.191
EACH 10	4	0.433	0.449	0.212
EACH 11	18	0.802	0.846	0.697
EACH 12	11	0.833	0.801	0.613
CHIP 5	4	0.340	0.343	0.180
CHIP 14	23	0.857	0.921	0.841
CHIP 39	3	0.401	0.400	0.165
Mean	9.545	0.587	0.612	0.999†

*Calculated as $1 - (\text{nonexclusion probability})$ when the mother is known.

†Overall combined exclusion probability.

Table A.2 . Results from the autocorrelation analyses showing the autocorrelation coefficient (r) for each distance class and the p-values associated (P) for (a.) Female and (b.) Male eastern chipmunks from 2005 to 2010 in the mounts Sutton population (Québec, Canada); the number of pairs in each distance class is shown in parenthesis and significant p-values are in bold

a. *Females*

Distance class (m)	2005		2006		2007		2008		2009		2010	
	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P
0 to 50	0.273 (3)	0.015	0.15 (6)	0.009	0.087 (43)	0.002	0.141 (25)	0.001	0.155 (55)	0.001	0.132 (44)	0.001
0 to 100	0.035 (14)	0.179	0.037 (30)	0.078	0.038 (173)	0.001	0.041 (119)	0.010	0.062 (172)	0.001	0.023 (159)	0.043
0 to 150	0.007 (21)	0.357	-0.015 (63)	0.827	0.023 (342)	0.005	0.006 (260)	0.263	0.024 (354)	0.004	-0.004 (337)	0.725
0 to 200	-0.018 (25)	0.905	-0.005 (104)	0.678	0.01 (516)	0.042	0.001 (421)	0.389	0.013 (527)	0.007	0.003 (511)	0.253
0 to 250	-0.002 (28)	0.635	0	0.496	0.005 (697)	0.086	0	0.482	0.006 (689)	0.026	0.003 (645)	0.177
0 to 300	-0.011 (31)	0.868	0.003 (173)	0.267	0.003 (854)	0.174	0.003 (688)	0.162	0.002 (802)	0.121	-0.001 (752)	0.59
0 to 350	-0.006 (33)	0.741	0.006 (195)	0.068	0.003 (991)	0.041	0.003 (769)	0.040	0.001 (847)	0.215	-0.002 (816)	0.96
0 to 400	0 (36)	0.562	0.004 (216)	0.064	0.002 (1085)	0.051	0.002 (825)	0.027	0.001 (892)	0.051	-0.001 (845)	0.938
0 to 450	0 (36)	0.595	0.001 (227)	0.269	0.001 (1146)	0.131	0.001 (855)	0.086	0 (903)	0.692	0 (859)	0.398
0 to 500	0 (36)	0.558	0.001 (229)	0.075	0 (1174)	0.826	0 (861)	0.317	0 (903)	0.734	0 (861)	0.475

b. Males

Distance class (m)	2005		2006		2007		2008		2009		2010	
	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P	r	P
0 to 50	-0.104 (2)	0.845	-0.12 (1)	0.854	0.015 (7)	0.400	-0.007 (33)	0.579	0.01 (24)	0.378	0.027 (54)	0.153
0 to 100	-0.064 (4)	0.837	-0.051 (7)	0.860	-0.003 (23)	0.519	0.016 (119)	0.150	-0.001 (106)	0.500	0.012 (203)	0.159
0 to 150	0.003 (6)	0.497	-0.035 (11)	0.839	0.011 (65)	0.283	0.007 (230)	0.234	-0.007 (219)	0.755	0.004 (415)	0.266
0 to 200	-0.028 (12)	0.834	-0.013 (17)	0.679	0.005 (95)	0.328	-0.006 (368)	0.805	-0.006 (350)	0.837	0.002 (688)	0.346
0 to 250	-0.007 (17)	0.644	0.003 (28)	0.396	0 (133)	0.491	-0.004 (501)	0.825	-0.003 (468)	0.758	-0.004 (966)	0.871
0 to 300	-0.004 (20)	0.646	0.002 (42)	0.420	-0.005 (158)	0.793	-0.005 (587)	0.946	-0.005 (551)	0.957	0 (1188)	0.438
0 to 350	0 (21)	0.516	0.01 (47)	0.049	-0.002 (180)	0.672	-0.003 (654)	0.930	-0.001 (614)	0.753	0.001 (1378)	0.226
0 to 400	0 (28)	0.873	0.005 (52)	0.134	0.001 (197)	0.403	0.001 (707)	0.289	-0.001 (648)	0.894	0.002 (1509)	0.035
0 to 450	0(28)	0.859	0 (54)	0.367	-0.002 (208)	0.935	0.001 (730)	0.055	0 (662)	0.678	-0.001 (1569)	0.82
0 to 500	0 (28)	0.870	0 (55)	0.166	0 (210)	0.162	0.001 (739)	0.061	0 (666)	0.074	0 (1593)	0.533

LISTE DE RÉFÉRENCE

- Adriaensen, F., Verwimp, N. et Dhondt, A.A. 1998. «Between cohort variation in dispersal distance in the European Kestrel *Falco tinnunculus* as shown by ringing recoveries». *Ardea*, vol.86, no.2, p.147-152.
- Albrechtsen, B. et Nachman, G. 2001. «Female-biased density-dependent dispersal of a tephritid fly in a fragmented habitat and its implications for population regulation». *Oikos*, vol.94, no.2, p. 263-272.
- Armitage, K.B. et Johns, D.W. 1982. «Kinship, reproductive strategies and social dynamics of yellow-bellied marmots». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol.11, no.1, p. 55-63.
- Armitage, K.B. 1998. «Reproductive strategies of yellow-bellied marmots: Energy conservation and differences between the sexes». *Journal of Mammalogy*, vol.79, no.2, p. 385-393.
- Barton, N.H. 2001. «The evolutionary consequences of gene flow and local adaptation: Future approaches» In *Dispersal* éd. «Inbreeding, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence». In *Dispersal*. éd. Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. et Nichols, J.D. p. 329-340. Oxford: Oxford University Press.
- Beck, N.R., Peakall, R. et Heinsohn, R. 2008. «Social constraint and an absence of sex-biased dispersal drive fine-scale genetic structure in white-winged choughs». *Molecular Ecology*, vol.17, no.19, p.4346-4358.
- Benard, M.F. et McCauley, S.J.2008. «Integrating across life-history stages: consequences of natal habitat effects on dispersal». *American Naturalist*, vol.171, no.5, p.553-567.
- Bergeron, P., Réale, D., Humphries, M.M. et Garant, D. 2011a. «Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks ». *Ecology*, vol.92, no.11, p. 2027-2034.
- Bergeron, P., Réale, D., Humphries, M.M. et Garant, D. 2011b. «Evidence of multiple paternity and mate selection for inbreeding avoidance in wild eastern chipmunks». *Journal of Evolutionary Biology*, vol. 24, p.1685-1694.
- Boutin, S., Wauters, L.A., McAdam, A.G., Humphries, M.M., Tosi, G. et Dhondt, A.A. 2006. «Anticipatory reproduction and population growth in seed predators». *Science*, vol.314, no.5807, p.1928-1930.
- Bowler, D.E. et Benton, T.G. 2005. «Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behavior to spatial dynamics». *Biological Reviews of the Cambridge*

Philosophical Society, vol.80, p.205-225.

Busch, J.D., Waser, P.M. et DeWoody, J.A. 2009. «The influence of density and sex on patterns of fine-scale genetic structure». *Evolution*, vol.63, p. 2302-2314.

Brown, J.H. et Kodric-Brown, A. 1977. «Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction». *Ecology*, vol.58, no.2, p.445-449.

Byrom, A.E. et Krebs, C.J. 1999. «Natal dispersal of juvenile arctic ground squirrels in the boreal forest». *Canadian Journal of Zoology*, vol.77, no.7, p.1848-1858.

Chambers, J.L. et Garant, D. 2010. «Determinants of population genetic structure in eastern chipmunks (*Tamias striatus*): the role of landscape barriers and sex-biased dispersal». *Journal of Heredity*, vol.101, no.4, p. 413-422.

Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. et Nichols, J.D. 2001. *Dispersal*. Oxford: Oxford University Press.

Clobert, J., Le Galliard, J.F., Cote, J., Meylan, S. et Massot, M. 2009. «Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations». *Ecology Letters*, vol.12, no.3, p.197-209.

Coltman, D.W., Pilkington, J.G. et Pemberton, J.M. 2003. «Fine-scale genetic structure in a free-living ungulate population». *Molecular Ecology*, vol.12, p. 733-742.

Cullingham, C.I., Kyle, C.J., Pond, B.A., Rees, E.E. et White, B.N. 2009. «Differential permeability of rivers to raccoon gene flow corresponds to rabies incidence in Ontario, Canada». *Molecular Ecology*, vol.18, p. 43-53.

Cutrer, A.P., Lacey, E.A. et Busch, C. 2005. «Genetic structure in a solitary rodent (*Ctenomys talarum*): implications for kinship and dispersal». *Molecular Ecology*, vol.14, p. 2511-2523.

Danchin, E., Giraldeau, L.-A. et Cézilly, F. 2005. *Écologie comportementale*. Paris: Dunod.

Davis, J.M. et Stamps, J.A. 2004. «The effect of natal experience on habitat preferences». *Trends in Ecology and Evolution*, vol.19, no.8, p. 411-416.

Davis, A.R., Corl, A., Surget-Groba, Y. et Sinervo, B. 2011. «Convergent evolution of kin-based sociality in a lizard». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol.278, no.1711, p. 1507-1514

Denno, R.F., Rodrick, G.K., Olmstead, K.L. et Dobel, H.D. 1991. «Density-related migration in planthoppers (*Homoptera: Delphacidae*): the role of habitat persistence». *The American Naturalist*, vol 138, no.6, p.1513-1541

Denno, R.F., Roderick, G.K., Peterson, M.A., Huberty, A.F., Döbel, H.G., Eubanks, M.D., Losey, J.E. et Langellotto, G.A. 1996. «Habitat persistence underlies intraspecific variation in the dispersal strategies of planthoppers» *Ecological Monographs*, vol.66, no.4, p.389-408.

Dingemanse, N.J., Both, C., Van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. et Drent, P.J. 2003. «Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*)». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol.270, no.1516, p.741-747.

Dobson, F.S. 2007. «Gene dynamics and social behavior». In *Rodents Societies : An Ecological and Evolutionary Perspective*. éd. Wolff, J.O. et Sherman, P.W. p. 163-172. Chicago: The University of Chicago Press.

Dubey, S., Brown, G.P., Madsen, T., Shine, R. 2008. «Male-biased dispersal in a tropical Australian snake (*Stegonotus cucullatus*, *Colubridae*)». *Molecular Ecology*, vol.17, no.15, p.3506-3514.

Duckworth, R.A. et Badyaev, A.V. 2007. «Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird» *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol.104, no.38, p.15017-15022.

Duffy, A.M. et Belthoff, J. 2001. «Proximate mechanisms of natal dispersal: the role of body condition and hormones». In *Dispersal*. éd. Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. et Nichols, J.D. p.217-229. Oxford: Oxford University Press.

Elliott, L. 1978. «Social behavior and foraging ecology of the eastern chipmunk (*Tamias striatus*)». *The Adirondack Mountains Smithsonian Contribution to Zoology*, vol. 265, p. 1-107.

Emlen, S.T. et Oring, L.W. 1977. «Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems». *Science*, vol.197, no.4300, p.215-223.

Emlen, S.T. 1982. «The evolution of helping. I. An ecological constraint model». *The American Naturalist*, vol.119, no.1, p. 29-39.

Garant, D., Forde, S.E. et Hendry, A.P. 2007. «The multifarious effects of dispersal and gene flow on contemporary adaptation». *Functional Ecology*, vol.21, no.3, p. 434-443.

Gauffre, B., Estoup, A., Bretagnolle, V. et Cosson, J.F. 2008. «Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape». *Molecular Ecology*, vol.17, no.21, p.4619-4629.

Goudet, J., Perrin, N. et Waser, P. 2002. «Tests for sex-biased dispersal using bi-parentally inherited genetic markers». *Molecular Ecology*, vol.11, no.6, p.1103-1114.

Greenwood, P.J. 1980. «Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals». *Animal Behavior*, vol.28, p.1140-1162.

Gundersen, G. et Andreassen, H.P. 1998. «Causes and consequences of natal dispersal in root voles, *Microtus oeconomus*». *Animal Behaviour*, vol.56, no.6, p. 1355-1366.

Hamilton, W.D. 1964. «The genetical evolution of social behavior». *Journal of Theoretical Biology*, vol. 7, p. 1-52.

Hannon, S.J., Mumme, R.L., Koenig, W.D., Spon, S. et Pitelka, F.A. 1987. «Poor acorn crop, dominance, and decline in numbers of acorn woodpeckers». *Journal of Animal Ecology*, vol.56, no.1, p. 197-207

Hanski, I. 2001. «Population dynamic consequences of dispersal in local populations and in métapopulations». In *Dispersal*. éd. Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. et Nichols, J.D. p. 283-298. Oxford: Oxford University Press.

Hatchwell, B.J. 2009. «The evolution of cooperative breeding in birds: kinship, dispersal and life history». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol.364, no.1533, p. 3217-3227

Hedrick, P.W. 2004. «Recent developments in conservation genetics». *Forest Ecology and Management*, vol.197, p. 3-19.

Hendry, A.P., Taylor, E.B. et McPhail, J.D. 2002. «Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the Misty system». *Evolution*, vol.56, no.6, p. 1199-1216.

Hoogland, J.L. 1982. «Prairie dogs avoid extreme inbreeding» *Science*, vol.216, no. 4540, p.1639-1641.

Humphries, M.M., Thomas D.W. et Kramer, D.L. 2001. «Torpor and digestion in food-storing hibernators». *Physiological and Biochemical Zoology*, vol. 74, no.2, p.283-292.

Ingvarsson, P.K. et Whitlock, M.C. 2000. «Heterosis increases the effective migration rate» *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 267, no.1450, p. 1321-1326.

Ims, R.A. 1990. «Determinants of natal dispersal and space use in grey-sided voles, *Clethrionomys rufocanus*: a combined field and laboratory experiment». *Oikos*, vol.57, no.1, p.106-113.

Ims, R.A. et Andreassen, H.P. 2000. «Spatial synchronization of vole population dynamics by predatory birds» *Nature*, vol.408, no.6809, p. 194-196.

Ims, R.A. et Hjermann, D.Ø. 2001. «Condition-dependant dispersal». In *Dispersal*. éd. Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. et Nichols, J.D. p. 203-216. Oxford: Oxford University Press.

Johnson, M.L. et Gaines, M.S. 1990. «Evolution of dispersal: theoretical models and

empirical tests using bird and mammals». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 21, no.1, p.449-480.

Jones, W.T. 1988. «Density-related changes in survival of philopatric and dispersing kangaroo rats». *Ecology*, vol.69, no.5, p.1474-1478.

Jones, C.G., Ostfeld, R.S., Richard, M.P., Schaubert, E.M. et Wolff, J.O. 1998. «Chain reactions linking acorns to gypsy moth outbreaks and Lyme disease risk». *Science*, vol.279, no.5353, p. 1023-1026.

Koenig, W.D. et Knops, J.M.H. 2005. «The mystery of mast seeding in trees». *American Scientist*, vol.93, no.4, p. 340-347.

Komdeur, J. 1994. «The effect of kinship on helping in the cooperative breeding Seychelles warbler (*Acrocephalus sechellensis*)». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol.256, no.1345, p. 47-52.

Lambin, X. et Krebs, C.J. 1991. «Spatial organization and mating system of *Microtus townsendii*». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 28, no.5, p.353-363.

Lambin, X. 1994. «Natal philopatry, competition for resources, and inbreeding avoidance in Townsend's voles (*Microtus Townsendii*)». *Ecology*, vol.75, no.1, p.224-235.

Lambin, X., Aars, J. et Pieltney, S.B. 2001. «Inbreeding, intraspecific competition, kin competition and kin facilitation: a review of the empirical evidence». In *Dispersal*. éd. Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. et Nichols, J.D. p. 110-122, Oxford: Oxford University Press.

Lawson Handley, L.J et Perrin, N. 2007. «Advances in our understanding of mammalian sex-biased dispersal». *Molecular Ecology*, vol.16, p. 1559-1578.

Landry-Cuerrier, M., Munro, D., Thomas, D.W. et Humphries, M.M. 2008. «Climate and resource determinants of the fundamental and realized metabolic niches of hibernating chipmunks». *Ecology*, vol.89, no.12, p.3306-3316.

Lee, J.-W., Jang, B.-S., Dawson, D.A., Burke, T. et Hatchwell, B.J. 2009. «Fine-scale genetic structure and its consequence in breeding aggregations of a passerine bird». *Molecular Ecology*, vol.18, no.12, p. 2728-2739.

Le Galliard, J.F., Gundersen, G., Andreassen, H.P. et Stenseth, N.C. 2006. «Natal dispersal, interactions among siblings and intrasexual competition». *Behavioral Ecology*, vol.17, no.5, p.733-740.

Lehmann, L. et Perrin, N. 2003. «Inbreeding avoidance through kin recognition: choosy females boost male dispersal». *American Naturalist*, vol.162, no.5, p. 638-652.

- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. et Gonzalez, A. 2004. «The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology». *Ecology Letters*, vol.7, no.7, p. 601-613.
- Loew, S. 1999. «Sex-biased dispersal in eastern chipmunks, *Tamias striatus*». *Evolutionary Ecology*, vol.13, p. 557-577.
- Lucia, E.K., Keane, B., Hayes, L.D., Lin, K.Y., Scafer, L.R. et Solomon N.G. 2008. «Philopatry in prairie voles : an evaluation of the habitat saturation hypothesis». *Behavioral Ecology*, vol.19, p.774-783.
- MacColl, A.D.C., Pieltney, S.B., Moss, R. et Lambin, X. 2000. «Spatial arrangement of kin affects recruitment success in young male red grouse». *Oikos*, vol.90, no.2, p. 261-270.
- Maher, C.R. 2009. «Genetic relatedness and space use in behaviorally flexible species of marmot, the woodchuck (*Marmota monax*)». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 63, p. 857-868.
- Manel, S., Schwartz, M.K., Luikart, G. et Taberlet, P. 2003. «Landscape genetics: Combining landscape ecology and population genetics» *Trends in Ecology and Evolution*, vol.18, no.4, p. 189-197.
- Mares, M.A., Watson, M.D. et Lacher, T.E. 1976. «Home range perturbations in *Tamias striatus*. Food supply as a determinant of home range and density». *Oecologia*, vol.25, p.1-12.
- Mappes, T., Ylonen, H. et Viitala, J. 1995. «Higher reproductive success among kin groups of bank voles (*Clethrionomys glareolus*)». *Ecology*, vol.76, no.4, p. 1276-1282.
- Matocq, M.D. et Lacey, E. 2004. «Philopatry, kin clusters, and genetic relatedness in a population of woodrats (*Neotoma macrostis*)». *Behavioral Ecology*, vol.15, p. 647-653.
- Matthysen, E. 2005. «Density-dependent dispersal in birds and mammals». *Ecography*, vol.28, no.3, p.403-416.
- McEachern, M.B., Eadie, J.M. et Van Vuren, D.H. 2007. «Local genetic structure and relatedness in a solitary mammal, *Neotoma fuscipes*». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol.61, p.1459-1469.
- McKenney-Easterling, M., DeWalle, D.R., Iverson, L.R., Prasad, A.M., Buda, A.R. 2000. «The potential impacts of climate change and variability on forests and forestry in the Mid-Atlantic Region ». *Climate research* vol.14, p.195-206
- Moore, J. et Ali, R. 1984. «Are dispersal and inbreeding avoidance related?». *Animal Behaviour*, vol.32, no.1, p. 94-112.

- Morin, R.S., Liebhold, A.M., Tobin, P.C., Gottschalk, K.W., Luzader, E. 2007. « Spread of beech bark disease in the eastern United States and its relationship to regional forest composition ». *Canadian journal of forest research*, vol. 37, p.726-736.
- Munro, D., Thomas, D.W. et Humphries, M.M. 2008. «Extreme suppression of aboveground activity by a food-storing hibernator, the eastern chipmunk (*Tamias striatus*)». *Canadian Journal of Zoology*, vol. 86, p.364-370.
- Nunes, S., Zugger, P.A., Engh, A.L., Reinhart, K.O. et Holekamp, K.E. 1997. «Why do female Belding's ground squirrels disperse away from food resources?». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol.40 no.3, p.199-207.
- Nutt, K.J. 2008. «A comparison of techniques for assessing dispersal behaviour in gundis: revealing dispersal patterns in the absence of observed dispersal behaviour». *Molecular Ecology*, vol.17, no.15, p.3541-3556.
- Perrin, N. et Goudet, J. 2001. « Inbreeding, kinship and the evolution of natal dispersal » In *Dispersal*. éd. Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A. et Nichols, J.D. p. 123-142. Oxford: Oxford University Press.
- Pilot, M., Dabrowski, M.J., Jancewicz, E., Schtickzelle, N. et Gliwicz, J. 2010. «Temporally stable genetic variability and dynamic kinship structure in a fluctuating population of the root vole *Microtus oeconomus*». *Molecular Ecology*, vol.19, p. 2800-2812.
- Pusey, A. et Wolf, M. 1996. «Inbreeding avoidance in animals». *Trends in Ecology and Evolution*, vol.11, no.5, p.201-206.
- Randall, J.A., Rogovin, K., Parker, P.G. et Eimes J.A. 2005. «Flexible social structure of a desert rodent, *Rhombomys opimus* : philopatry, kinship, and ecological constraints». *Behavioral Ecology*, vol. 16, p.961-973.
- Randall, J.A. 2007. «Enviromental contrainst and the evolution of sociality in a semifossorial desert rodent». In *Rodents Societies : An Ecological and Evolutionary Perspective*. éd.Wolff, J.O. et Sherman, P.W. p. 368-380. Chicago: The University of Chicago Press.
- Ratnayeke, S., Tuskan, G.A. et Pelton, M.R. 2002. «Genetic relatedness and female spatial organization in a solitary carnivore, the raccoon, *Procyon lotor*». *Molecular ecology*, vol.11, p.1115-1124.
- Richardson, B.J., Hayes, R.A., Wheeler, S.H. et Yardin, M.R. 2002. «Social structures, genetic structures and dispersal strategies in Australian rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) populations». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol.51, no.2, p.113-121.
- Ronce, O. 2007. «How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, vol. 38, p. 231-253.

- Tallmon, D.A., Luikart, G. et Waples, R.S. 2004. «The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue». *Trends in Ecology and Evolution*, vol.19, no.9, p. 489-496.
- Thomas, C.D. et Kunin, W.E. 1999. «The spatial structure of populations». *Journal of Animal Ecology*, vol.68, no.4, p. 647-657.
- Trivers, R.L. 1972. «Parental investment and sexual selection» In *Sexual and the Descent of Man 1871-1971*. éd. Campbell, B. Chicago: Aldine Publising Compagny.
- Schradin, C. et Pillay, N. 2005. «Intraspecific variation in the spatial and social organization of the African striped mouse». *Journal of Mammalogy*, vol.86, no.1, p.99-107.
- Schradin, C., König, B. et Pillay, N. 2010. «Reproductive competition favours solitary living while ecological constraints impose group-living in African striped mice» *Journal of Animal Ecology*, vol.79, no.3, p. 515-521.
- Slatkin, M. 1987. «Gene flow and the geographic structure of natural populations». *Science*, vol. 236, no.4803, p. 787-792.
- Snyder, D.P. 1982. «*Tamias striatus*». *Mammalian species*, vol.168, p.1-8.
- Solomon, N.G. 2003. «A reexamination of factors influencing philopatry in rodents». *Journal of Mammalogy*, vol.84, no.4, p.1182-1197.
- Southwood, T.R.E. 1962. «Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat». *Biologicals Reviews*, vol.37, p.171-214.
- Spong, G., Stone, J., Creel, S. et Björklund, M. 2002. «Genetic structure of lions (*Panthera leo* L.) in the Selous game reserve: implications for the evolution of sociality». *Journal of Evolutionary Biology*, vol.15, p. 945-953.
- Støen, O.-G., Bellemain, E., Sæbø, S. et Swenson, J.E. 2005. «Kin-related spatial structure in brown bears *Ursus arctos*». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol.59, no.2, p.191-197.
- Storfer, A., Murphy, M.A., Evans, J.S., Goldberg, C.S., Robinson, S., Spear, S.F., Dezzani, R., Delmelle, E., Vierling, L. et Waits, L.P. 2007. «Putting the 'landscape' in landscape genetics». *Heredity*, vol.98, no.3, p. 128-142.
- Yahner, R.H. 1978. «The adaptive nature of the social system and behavior in the eastern chipmunk, *Tamias striatus*». *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol.3, no.4, p.397-427.
- Walker, F.M., Sunnucks, P. et Taylor, A.C. 2008. «Evidence for habitat fragmentation altering within-population processes in wombats». *Molecular Ecology*, vol.17, no.7, p.1674-1684.

Waser, P.M. et Jones, W.T. 1983. «Natal philopatry among solitary mammals». *The Quarterly Review of Biology*, vol. 58, no.3, p. 355-390.

Woodroffe, R., MacDonald, D.W. et da Silva, J. 1993. «Dispersal and philopatry in the European badger, *Meles meles*». *Journal of Zoology: proceedings of the Zoological Society of London*, vol.237, p.227-239.

Wolff, J.O. et Sherman, P.W. 2007. «*Rodents Societies: An Ecological and Evolutionary Perspective*». Chicago: Chicago University Press.